DER KEHLHÜGEL (TRACHINX) DER AMNIOTEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER FRIEDRICH-ALEXANDERS-
UNIVERSITÄT ERLANGEN

VORGELEGT

VON

HANS WALTER SCHMIDT
AUS DANZIG

TAG DER MÜNDLICHEN PRÜFUNG: 22. FEBRUAR 1911

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1911

(Sonderdruck aus dem »Morpholog. Jahrbuch.« Bd. XLIII. Heft 4. 1911.)

Der Kehlkopf hat fast schon ein ganzes Jahrhundert den Gegenstand eingehender Studien gebildet. HENLE hat ihn 1839 zuerst vergleichend anatomisch beschrieben. Die technischen Methoden seiner Zeit, vielleicht auch die Vorliebe für das Skeletstudium bestimmten HENLE, hauptsächlich das Knorpelgerüst des Kehlkopfes darzustellen und die Schleimhautgebilde kurz abzuhandeln. Daher sind die späteren Kehlkopfforschungen viel mehr auf die Knorpelteile dieses Organs gerichtet worden und haben sowohl dem Schleimhautüberzug, als dem äußeren Relief des Kehlkopfeinganges, sowie seiner topographischen Lage weniger Beachtung geschenkt.

Ich versuche heute, diese Lücke auszufüllen, speziell das Relief des Kehleinganges verschiedener Amnioten und seine Bedeutung für Atmen und Schlucken zu erörtern, nachdem mir im Dezember 1909 Prof. Dr. A. FLEISCHMANN den Rat gegeben hat, die Bearbeitung des Larynx nach der anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und physiologischen Seite in Angriff zu nehmen. Anfangs befaßte ich mich unter dem Einflusse der herrschenden Ansicht allein mit dem Studium des Knorpelgerüstes im Kehlkopfe, jedoch bald schritt ich zur Untersuchung des Schleimhautreliefs und habe es so sehr als Hauptaufgabe betrachtet, daß ich die Knorpelteile mehr und mehr vernachlässigte.

Meine Untersuchungen wurden nach den üblichen Methoden sowohl an frischen Kehlköpfen als an Schnittserien durch Embryonen und Wachsrekonstruktionsmodellen angestellt.

Bevor ich mit der Darlegung meiner Ergebnisse beginne,

sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Prof. Dr. Albert Fleischmann für seine unermüdliche Förderung und Unterstützung meiner Arbeit und die Beschaffung des umfangreichen Studienmaterials meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. E. Zander, welcher mir in liebenswürdiger Weise technische Schwierigkeiten überwinden half.

I. Historischer Überblick der wichtigsten Vorarbeiten.

A. Descriptive Abhandlungen.

Unsere Ansichten vom Racheneingange der Luftröhre stehen zum Teile noch unter dem Einflusse der von J. Henle (16) 1839 geäußerten Ideen. Henle hatte aus Unzufriedenheit mit den damaligen Kenntnissen eine vergleichend-anatomische Untersuchung unternommen, um die verschiedenen Entwicklungsstufen des Kehlkopfes in verschiedenen Organismen von niederen zu höheren aufsteigend nachzuweisen. Nach der Tendenz der damaligen Zeit versuchte er, die zootomische Beschreibung des knorpeligen Kehlkopfgerüstes als Entwicklungsgeschichte zu behandeln, d. h. die Formen, die auf verschiedenen Stufen nebeneinander existieren, als sukzessiv fortschreitende Bildungen darzustellen, so daß die anatomische Schilderung oder, wie er sagt, die räumliche Entwicklungsgeschichte statt einer zeitlichen gelten könnte. Freilich erwartete er nicht ein kontinuierliches Fortschreiten, sondern von jeder Stufe aus, wie von einem gemeinsamen Mittelpunkte Wucherungen nach allen Seiten. Am ausführlichsten behandelte er die Reptilien (d. h. Amphibia und Reptilia), weil in dieser Klasse die Organe der Luftatmung zuerst auftreten und durch verschiedenartigste Metamorphosen sich zu einer Form heranbilden, auf welcher weiterhin nur minder wesentliche Variationen der Verhältnisse und der Gestalt der einzelnen Teile vorkommen.

Der damaligen Sitte folgend hielt er den menschlichen Körper als Norm aller anatomischen Beschreibung fest, dachte also alle Tiere sich in aufrechter Stellung auf den Hinterbeinen, so daß die Bauchfläche nach vorne, die Rückenfläche nach hinten, das Kopfende nach oben und das Schwanzende nach unten gekehrt ist. Er betrachtete als einfachste Form der Atemorgane eine Ausstülpung der Mundhöhle in einen unpaaren Kanal (Stimmlade), der in zwei Blindsäcke ausläuft. Bei weiterer Entwicklung sondert sich die Stimmlade in Kehlkopf und Luftröhre, jeder Blindsack in Bronchus und eigentliche Lunge, die durch Vorsprünge und mannigfaltige Verzweigung derselben aus einem einfachen Sacke zur drüsenartigen Lunge metamorphosiert wird.

In der Wand der Stimmlade von geschwänzten Amphibien (*Triton, Salamandra*) fand Henle je zwei Knorpelstücke, die obere Cartilago laryngotrachealis oder kurz Cartilago lateralis, und faßte sie als die Ausgangsform des Kehlkopfes auf. Besonders wichtig erschien ihm *Coecilia*, weil ihre Seitenknorpel hinten in Luftröhrenringe zerfallen dadurch, daß quere Äste derselben median verschmelzen und die absteigenden Teile verschwinden, welche wie Brücken die Queräste am oberen Teile der Stimmlade zusammenhalten. Sobald einzelne Ringe gebildet sind, ist die Stimmlade in Kehlkopf und Luftröhre zerlegt.

Unter den Amphibien kommen bei *Coecilia* allein unregelmäßige Luftröhrenringe und zwar weit hinten vor, bei den höheren Wirbeltieren aber wird der

größte Teil der unpaaren Luftröhre von isolierten Ringen gebildet. Die Länge der Luftröhre überwiegt im allgemeinen die Länge des Kehlkopfes und es sind verhältnismäßig immer weniger Ringe, welche im Knorpelgerüste des Kehlkopfes verbunden bleiben.

Die meisten Schlangen und einige schlangenartige Saurier schließen sich durch die Bildung der Knorpel am Eingange des Luftweges den niedersten Formen der Amphibien an. Auch bei den niedersten Reptilien besteht das Knorpelgerüst der Stimmlade aus zwei seitlichen Stücken, da die Cartilago arytaenoidea mit dem übrigen Knorpel unzertrennlich verbunden ist. Aber die beiden Seitenknorpel sind durch Querleisten vorn und hinten verhängt. Daher ist nur ein einziger Kehlkopfknorpel vorhanden, der auf mannigfache Weise durchbrochen rohr- oder halbröhrenförmig in der Wand des Kehlkopfes liegt (Fig. 1). Derselbe zerfällt in die Cartilago thyreocricoidea, Schildringknorpel, und die beiden Processus arytaenoidei, welche die Ränder der Stimmritze stützen und sich als Cartilagines arytaenoideae abtrennen. Die weitere Modifikation des Kehlkopfes hängt davon ab, ob eine größere oder geringere Zahl von Querästen durch den absteigenden Teil des Seitenknorpels zum Kehlkopf verbunden bleiben, oder ob sie sich zu Teilringen ablösen, ferner ob die Lücken zwischen den Querästen mehr oder weniger sich schließen, wodurch der Kehlkopf entweder aus einer Reihe seitlich zusammenhängender Ringe oder aus soliden einfacheren, dem Schildknorpel sich mehr nähernden Knorpelplatten gebildet scheint. Die Zahl der Ringe, welche zum Kehlkopf zusammentreten, ist sehr verschieden (14, 11, 10, 9, 8, 6, 5, 4, 3, 2). Nach der Art der Ausbildung unterscheidet Henle mehrere Stufen:

Fig. 1.

A a b

B a b

C a c b

Knorpel des Kehlkopfes bei Amphibien. (Nach Henle.) *A* Proteus, *B* Salamandra, *C* Rana. *a* Arytaenoid, *b* Seitenknorpel, das Skelet des unpaaren und paarigen Abschnittes der Luftwege bildend. *c* Cricoid.

I. Die vordere Wand besteht aus deutlich und gleichmäßig gesonderten Ringen (Schlangen).

II. Die Ringe der vorderen Wand verschmelzen, doch bleiben Spuren der Interstitien zurück (*Python*, *Boa*).

III. Die Ringe des Kehlkopfes sind an der vorderen Wand teilweise zu einer einfachen Platte verschmolzen. Von den untersten Ringen wird einer oder mehrere durch Interstitien oder Reste von Interstitien getrennt (*Jguana*, *Lacerta*).

IV. Jede Spur von häutigen Zwischenräumen in der vorderen Wand ist verschwunden; nichts deutet mehr auf die Entstehung des Kehlkopfes aus einzelnen Querfortsätzen oder Ringen. Zugleich wird die Form der vorderen Fläche des Schildknorpels mehr oder weniger dem Schildknorpel der höheren Tiere ähnlich. Der Schildringknorpel erhält einen Fortsatz an der vorderen Spitze dadurch, daß bei den Arten, deren Kehlkopfringe noch getrennt sind, die obersten vorderen Querfortsätze unter einem spitzen Winkel zusammentreten, welcher sich in einen schmalen Processus epiglotticus verlängert. Nicht immer kommt zugleich eine Epiglottis an der Zungenwurzel vor; vielmehr entwickeln sich beide Teile unabhängig voneinander. Die Gießbeckenknorpel legen sich zuweilen so um den Processus epiglotticus, daß er ganz umfaßt wird und nicht über die Glottis hervorragt. Umgekehrt findet sich oft nur eine häutige Querfalte hinter der Zunge, welche die Glottis bedeckt, aber von den

Kehlkopfknorpeln unabhängig ist. Eine wahre Epiglottis entsteht dann, wenn ein Processus epiglotticus des Kehlkopfes gleichsam in die präformierte Querfalte hinter der Zungenwurzel hineinwächst.

Wenn die vorderen Hälften der Kehlkopfringe zu einer durchbrochenen oder soliden Knorpelmasse verschmelzen, stellt der obere Rand derselben einen stark gewölbten Bogen dar. In der Mitte desselben erscheint entweder eine Einbiegung oder eine Erhebung; endlich hat bei einer Kombination der obere Rand eine mittlere Einbiegung, aus deren Tiefe sich wieder eine Spitze, selbst ein Processus epiglotticus, erhebt. Die Gießbeckenknorpel hängen bei manchen Reptilien noch unzertrennlich mit dem Schildringknorpel zusammen; bei den meisten Schlangen tritt eine Trennungsnaht zwischen beiden auf. In der Reihe der übrigen Reptilien trennen sich die Gießbeckenknorpel allmählich vom Schildringknorpel.

Mit Unrecht ist die Bezeichnung »Glottis« auf die Spalte angewendet worden, welche bei Reptilien und Vögeln von der Höhle des Schlundes in die Höhle des Kehlkopfes führt; denn die Glottis der Säuger liegt zwischen den Stimmbändern; aber der eigentliche Eingang in den Kehlkopf befindet sich zwischen den hinteren Rändern der Gießbeckenknorpel und den Falten, welche von den Gießbeckenknorpeln zur Zungenwurzel, zum Zungenbein oder zur Epiglottis gehen. Daher nannte Henle den Eingang in den Kehlkopf »Aditus Laryngis«. Die den Eingang begrenzenden Randfalten entsprechen den Ligamenta aryepiglottica der Säuger.

Der Kehlkopfeingang liegt bei den meisten Reptilien dicht hinter der Zungenwurzel, nur bei den Schlangen auf der Zungenscheide. Es gibt drei verschiedene Arten:

A. Die beiden Ränder des Kehlkopfeinganges weichen auseinander und bilden eine einfache Längsspalte ohne Kehldeckelfalte, z. B. die meisten Schlangen, Geckonen, *Lacerta*, *Ameiva*, *Hydrosaurus*, *Testudo*.

B. An der Zungenwurzel erhebt sich eine mittlere unpaare Längsfalte und teilt sich in die beiden Falten, welche den Kehlkopfeingang begrenzen. Der Kehlkopf ist durch eine Art Frenulum (dem Ligamentum glossoepiglotticum der Säuger vergleichbar) an den Boden der Mundhöhle geheftet, z. B. Krokodile.

C. Eine Schleimhautfalte der Zungenwurzel liegt quer über dem Kehlkopfeingange und schließt ihn wie eine Klappe. Dies ist die häutige Epiglottis. Ein Teil des Larynxknorpelgerüstes kann als Stütze in die Querfalte treten. Es gibt Reptilien mit nur häutiger und solche mit knorpeliger Epiglottis; bei Schildkröten ist die häutige Epiglottis unfähig, sich aufzurichten. Bei *Ophisaurus*, *Pseudopus*, *Coluber* ist das kurze zungenförmige, nur vorn angeheftete Blättchen der Epiglottis der höheren Tiere schon ähnlich; *Crotalus*, *Lachesis*, *Vipera*, *Bungarus*, *Naja*, *Eryx* besitzen eine warzenförmige, kurze, schmale knorpelige Epiglottis. Die Epiglottis aller übrigen Saurier ist zungenförmig breit, mit konvexem Rand, aber verschieden lang; sie ist eine fast unmerkliche Vorragung bei *Trapelus* und *Polychrus*, deutlicher bei *Sceloporus*, *Phrynocephalus*, *Anolis*, *Iguana*, *Calotes*, *Chamaeleo*, am stärksten bei *Cyclura*. Aber bei keinem Reptil bedeckt die häutige oder knorpelige Epiglottis den Eingang des Kehlkopfes so vollkommen, wie bei den Säugern; immer schützt sie nur den vordersten Teil.

Bei den Sauriern mit einem ordentlichen Kehldeckel ösen sich die oberen Spitzen der Cartilagines arytaenoideae etwas von dem Processus epiglotticus des Schildringknorpels ab. Die Schleimhaut des Kehlkopfes tritt zwischen

diese beiden Teile als ein ganz kurzes Ligamentum aryepiglotticum. Wäre der Zwischenraum zwischen den Spitzen und vorderen Rändern der Gießbeckenknorpel und den Rändern der vorderen Spitze des Schildringknorpels oder des Processus epiglotticus größer, so müßte auch das Ligamentum aryepiglotticum eine größere Breite gewinnen. So wäre es bei Krokodilen und Schildkröten, wenn nicht die vordere Spitze des Kehlkopfes gänzlich reduciert wäre. Aus diesem Grunde gehen die den Ligamenta aryepiglottica entsprechenden Falten nicht von der Epiglottis, sondern vom Zungenbein als Ligamenta aryhyoidea aus; zwischen ihnen liegt, wie bei den Säugern, ein Teil der Kehlkopfspalte, während der größere Teil der Spalte noch von den hinteren Rändern der Gießbeckenknorpel, bezw. den Plicae arytaenoideae begrenzt wird.

Die Stimmbänder fehlen den Schlangen durchaus. Im Innern des Kehlkopfes von *Lacerta* findet sich ein sehr schmales, dünnes Stimmband. Die Krokodile besitzen eine dicke, ziemlich freie Stimmfalte am unteren Rande der in die Kehlhöhle ragenden Aryknorpel neben einer tiefen Schleimhauttasche. Die vollkommensten Stimmbänder haben *Gecko* und *Chamaeleo.*

Bei jungen Vögeln ist in der Wand des Kehlkopfes ein ringförmiger jedoch nicht vollkommen geschlossener Knorpel vorhanden, den Henle »Schildknorpel« nannte. Durch Verknöcherung trennt er sich in drei Stücke, nämlich ein mittleres Stück der vorderen Wand, dessen innere konkave Fläche häufig durch einen longitudinalen, »Sockel« genannten Vorsprung ausgezeichnet ist, und zwei seitliche viereckige Stücke. Zwischen den drei Knochenfeldern bleibt jederseits ein größeres oder kleineres Knorpelfeld übrig. Wenn letzteres durch fortschreitende Verknöcherung allmählich schwindet, zerfällt der Schildringknorpel leicht in drei Stücke, ohne Gelenk oder Naht zwischen ihnen. Nur bei Papageien ist jede Spur der Entstehung des Schildknorpels aus Luftröhrenringen verschwunden. Die übrigen haben zwar den größten Teil aus einem Stück gebildet, doch finden sich gegen den unteren Rand noch Spuren einer Teilung in einzelne (2—4) Ringe. In der Mitte der Hinterwand liegt der unpaare, kleine, ungefähr rhombische Ringknorpel. Man kann Schritt für Schritt verfolgen, wie sich die viereckigen Knorpel dem Ringknorpel anfügen. Das Mittelstück wird so Cartilago thyreoidea und der Ringknorpel mit den beiden Seitenteilen des Schildknorpels wird Cart. cricoidea. Der obere Rand des Ringknorpels trägt jederseits eine Gelenkfläche für die schmalen dreiseitigen Gießbeckenknorpel, welche den Kehlkopfeingang begrenzen. Am oberen Rand der Cart. thyreoidea sitzt ein verschieden geformter Processus epiglotticus. Bei den meisten Hühnern, Enten usw. nähert sich der Proc. epiglotticus noch mehr der Säugerepiglottis durch seine Weichheit und Dünne. Eigentümlich dreiseitig ist die Cart. epiglottica beim Schwane. Nur das obere Drittel derselben ist frei. Der übrige Teil trägt zur Bildung der Kehlkopfhöhle bei und die Gießbeckenknorpel legen sich an die Seiten derselben an. Dadurch und durch die vollständige Verknöcherung ist die Beziehung dieser Platte zur Säugerepiglottis noch etwas undeutlich. Viel vollkommener wird die Ähnlichkeit bei *Sterna* und *Rallus*, wo sowohl der kurze breite Processus epiglotticus und von ihm durch eine Naht getrennt ein langer, zungenförmiger, weicher Knorpel vorkommt. Die Schleimhaut des Mundbodens geht bei den meisten ohne Unterbrechung in die Höhle des Kehlkopfes über. Bei *Sterna* und *Rallus* ist allerdings die knorpelige Epiglottis als stumpfe Spitze vor dem Kehlkopfeingange sichtbar. Eine quere, halbmondförmige, häutige Epiglottis ist bei einigen

Arten angedeutet. Kein Vogel hat Stimmbänder, daher kann man auch nicht von einer Stimmritze sprechen.

Der Kehlkopf der Säuger unterscheidet sich von den früheren Klassen dadurch, daß die vorderen Ränder der Gießbeckenknorpel von den Seitenrändern des Schildknorpels entfernt und zwischen ihnen eine Schleimhautfalte (Ligamentum aryepiglotticum) ausgespannt wird, welche den »Eingang zum Kehlkopf« begrenzt. In den vorderen Winkel der beiden zusammentretenden Falten legt sich die halbmondförmige Cart. epiglottica und bedeckt den Eingang zum Kehlkopf vollständig. Die hinteren Ränder der Gießbeckenknorpel dagegen, zwischen welchen sich bisher die Höhle der Respirationsorgane öffnete, werden fast in ihrer ganzen Länge durch Muskeln verbunden und die Schleimhaut geht kontinuierlich innen und außen über sie hinweg.

Nur bei Cetaceen ist die Epiglottis ein Fortsatz des Schildknorpels. Henle vermutet, daß der Ringknorpel der Säuger sich durch Verschmelzung des ursprünglichen hinteren Ringknorpelkörpers der Schildkröten und Vögel mit den abgelösten Seitenteilen des Schildknorpels der Vögel bildet, indem diese zugleich unter dem Schildknorpel her nach vorn herumwachsen. Er bleibt auch geöffnet bei Walen und einigen Raubtieren und schließt sich zuletzt vollständig in der Mittellinie bei den meisten Säugern und dem Menschen. Die Gießbeckenknorpel aller Wirbeltiere sind in Form und Bestimmung am konstantesten geblieben. Sie sind in der Regel dreieckig, aber weniger in die Länge gezogen, als bei den Vögeln. Ihre obere Spitze erhält einen hackenförmigen Fortsatz (Wiederkäuer, Pferd), welcher sich endlich ablöst und den Santorinischen Knorpel darstellt.

Eine sehr sorgfältige Beschreibung der allgemeinen Formeigenschaften des Kehlkopfes der Säuger mit vortrefflichen Abbildungen hat C. Mayer (21) 1851 veröffentlicht.

Bei Säugern stehen am Rande des Eingangs in den Vorhof des Kehlkopfes drei Lippen: die vordere wird vom freien Rande des Kehldeckels gebildet, die seitliche durch die Hervorragung des »Keilförmigen Knorpels«, die hintere durch die Hervorragung des Santorinischen Körperchens. Die beiden Santorinischen Knorpel mancher Säuger sind so vereinigt, daß sie eine Art Schnabel bilden, welchen Mayer Schnepfenschnabel (Rostrum arytaenoideum) nennt; dieser ist entweder einfach oder geteilt.

In der Höhle des Kehlkopfes liegt die Stimmritze; sie ist nicht, wie man gewöhnlich annimmt, eine gerade Spalte, sondern hat die Form einer Phiole, vorn cylindrisch, hinten erweitert. Die hintere Erweiterung folgt aus der Aushöhlung der Schnepfenknorpel. Als Verlängerung derselben findet sich eine Furche oder ein Halbkanal über der hinteren Wand des Kehlkopfes zwischen den Schnepfenknorpeln.

Nach der Form unterscheidet Mayer folgende Gruppen:

1. Zweilippiger Kehlkopf (L. bilabiatus).

Kehldeckel und Schnabel bilden zwei große sich entgegenstehende Lippen.

2. Vierlippiger Kehlkopf (L. quadrilabiatus).

Der Kehldeckel ist bogenartig ausgeschweift und der Schnabel in zwei seitliche Lippen gespalten (*Simia Satanas*).

3. Einlippiger Kehlkopf (L. unilabiatus).

Der Kehldeckel bildet allein eine Lippe und der Schnepfenschnabel ist ganz abgeplattet (*Viverra*, *Nasua*).

4. Schaufelförmiger Kehlkopf (L. spathaceus).

Der Kehldeckel bildet eine Art verlängerter Schaufel, welche um den Larynx herum sich verlängert (Mensch).

5. Kelchförmiger Kehlkopf (L. calyciformis).

Der Kehldeckel und die Lippen des Schnepfenknorpels vereinigen sich, gleichsam zu einem Kelche.

6. Röhrenförmiger Kehlkopf (L. tubulosus).

Kehldeckel und Schnepfenknorpel bilden eine lange Röhre (Cetacea).

7. Nackter oder vogelförmiger Kehlkopf (L. nudu seu avicularis).

Kehldeckel sehr dünn. Kein Vorhof. Die Stimmritze liegt zutage, wie bei den Vögeln (*Ornithorhynchus, Phoca*).

Nach der Form des Knorpelskeletes unterscheidet MAYER:

1. Nachenförmiger Larynx (L. carinatus).
2. Kugelförmiger Larynx (L. globosus).
3. Gewölbter Larynx (L. bullatus).
4. Ebener Larynx (L. planus).
5. Ringförmiger Larynx (L. annularis).

Endlich vergleicht MAYER den Kehlkopf der Säuger mit dem der Vögel und glaubt bei den letzteren ganz bestimmt den Schild- und Ringknorpel und die beiden Gießbeckenknorpel zu finden. Der äußere Hauptknorpel, an dessen oberem Rande zuweilen ein Knopf (Nodus epiglotticus) vorkommt, ist nach Lage und Form »Schildknorpel«. Die seitlichen Schenkel betrachtet er als seine »Hörner«, welche nach hinten den unpaaren sechskantigen Knorpel, Ringknorpel oder eigentlich nur hinterer Bogen des Ringknorpels, darstellen. Die beiden schwert- oder halbmondförmigen Knorpel, welche auf diesem articulieren, können nur Gießbeckenknorpel sein. An ihrer Spitze begegnet man häufig den Santorinischen Knorpelchen. Die von NITSCH zuerst bei *Fulica atra* und *Gallinula chloropus* signalisierte Epiglottis verdient ihren Namen nicht. Zuletzt faßt MAYER die Formverschiedenheiten der Knorpel, Stimmbänder, Morgagnischen Taschen, sowie seiner hauptsächlichsten neuen Beobachtungen in zwei Tabellen zusammen. Der II. Teil enthält physiologische Bemerkungen über die Stimme des Menschen und der Tiere.

Ich füge hier den Bericht über die Studie von H. ALBRECHT (1) zur vergl. Anatomie des Säugetierkehlkopfes an, obwohl sie viel später (1896) gedruckt wurde, weil der Verfasser nach der HENLEschen Methode durch die vergleichende Betrachtung der fertigen Organe die Band- und Faltenapparate des Kehlkopfes und ihr Verhältnis zur Muskulatur und den Knorpelteilen aufhellen wollte.

Zur Beurteilung der Falten benützte er die für den menschlichen Kehlkopf charakteristischen Eigentümlichkeiten (Fig. 2) als feststehendes Schema und sah es von den niedrigsten bis zu den höheren Formen aufsteigend in kompliziertester Weise variiert:

1. Plicae aryepiglotticae, welche von der Epiglottis beiderseits zu den Santorinischen Knorpeln ziehen und mit dem Epiglottisrand den Aditus laryngis bilden.

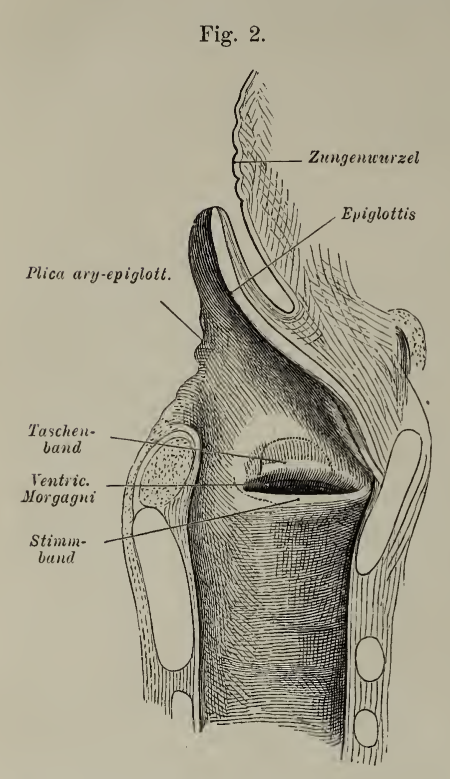
2. Der Aditus stellt den oberen Rand des Vestibulum laryngis dar. Die untere Grenze desselben wird von einem Drüsenwulst, dem Taschenbande, gebildet, welches zugleich als die untere anatomische Begrenzung der Plica aryepiglottica gilt. Der WRISBERGsche Knorpel ist daher der Plica aryepiglottica, sein unteres Ende dem Taschenband eingebettet.

3. Das Stimmband, vom Processus vocalis bis zur Mitte des Schildknorpels reichend, enthält den medialen Anteil des Musculus thyreoarytaenoideus und begrenzt den sagittalen Spalt der Glottis vera. Zwischen Taschen- und Stimmband befindet sich der Ventriculus Morgagni.

Am Kehlkopfeingange der Säuger unterscheidet ALBRECHT Falten verschiedener Art.

1. Die typisch zur Spitze des Aryknorpels ziehende Grenzfalte Plica aryepiglottica des Aditus Laryngis.

Fig. 2.



Mediauschnitt durch den menschlichen Kehlkopf. (Nach GEGENBAUR.)

2. Eine mehr lateral zur Seitenfläche des Aryknorpels ziehende Plica lateralis.

3. Eine zwischen beiden genannten stehende Mittelform, welche knapp an der Außenseite des Aryknorpels zieht und sich im Bogen zu dessen Spitze umschlägt.

4. Die Plica transversalis bzw. reflexa, welche meist quer von der Epiglottis zum Arcus palatopharyngeus über die Cartilago thyreoidea verläuft und einer Plica pharyngo-(glosso-)epiglottica entspricht.

Bei *Echidna* besteht die primitivste Form der Grenzfalte des Larynx als ein niedriges, kurzes vom Epiglottisrande ausgehendes quergestelltes Fältchen, welches als eine noch gar nicht zum Anschluß an der Larynx gekommene Plica lateralis gedeutet wird. Bei *Ornithorhynchus* besteht eine der Plica lateralis vollkommen entsprechende Falte. Bei den Marsupialiern fand H. ALBRECHT in auffallendem Wechsel die Plica lateralis, die Plica aryepiglottica und ihre Mittelform entwickelt, bei Edentaten zum Teil typische Plicae aryepiglotticae (*Dasypus gymnurus* und *villosus*, *Bradypus*), zum Teil Plica lateralis (*Manio* und *Myrmecophaga*). Daher vermutete er, daß die vom Seitenrande der Epiglottis ausgehenden Plicae laterales bei der Bildung der typischen Plica aryepiglottica beteiligt sind. Bei Marsupialiern bestehen ausgesprochene Pliae laterales, die bald mehr lateral, bald knapp an der Außenseite zur Aryknorpelspitze ziehen, oder anfangs mehr lateral ziehende und nach hinten zur Aryknorpelspitze umschlagende oder endlich ganz typische Plicae aryepiglotticae. ALBRECHT glaubt, mindestens die vordere Hälfte der Plica lateralis gäbe wahrscheinlich die Grundlage für die Plica aryepiglottica ab. Die Plicae laterales bilden ein nur vorn geschlossenes, die Plicae aryepiglotticae aber ein vollständig geschlossenes Vestibulum.

Ganz ähnliche Lateralfalten, wie bei *Ornithorhynchus* oder den Marsupi-

aliern fanden sich bei Perissodactylen, Feliden, einem Teile der Edentaten, Ursiden und Musteliden und bei zwei Vertretern der Platyrrhinen. Als Mittelform müssen die Falten der Artiodactylen bezeichnet werden, welche anfangs zwar lateral ziehen, sich aber doch an der Spitze des Aryknorpels oder an den Cornicula ansetzen. Ein Teil der untersuchten Rodentia, Caniden, Chiroptera, *Erinaceus*, Lemuren, *Hapale rosalia* und Catarrhinen, ferner Anthropomorphen besitzen Plicae aryepiglotticae und ein wie beim Menschen ausgebildetes Vestibulum.

Die Plica aryepiglottica inferior ist nur dem Kehlkopf niedriger Säuger eigentümlich; sie entspringt oberhalb des Ansatzes des Stimmbandes am Aryknorpel und zieht zur Epiglottisbasis (Monotremen, *Lepus*, *Hystrix*, *Cercolabes*, *Cavia*, *Castor*, *Felis pardus et leo*).

Die Plica muscularis heißt eine wulstige Falte, welche vom Aryknorpel oberhalb des Stimmbandansatzes zum Schildknorpel zieht und sich aus dem tiefen Morgagnischen Ventrikel erhebt (*Dasypus villosus*, *Myrmecophaga*, *Arctomys*, *Felis domestica*, Lemuren). Albrecht glaubt, sie habe sich aus der Stimmbandmuskulatur entwickelt.

Das Taschenband fehlt, solange die Epiglottisbasis intakt ist; hat die Rückbildung an derselben aber begonnen, so findet man zwei Falten im Larynxinnern: ein typisch oberhalb des Stimmbandes entspringendes, zur Epiglottis ziehendes Taschenband, ein Stimmband und ev. zwischen beiden die Plica muscularis. Das Taschenband stellt also nichts anderes als die durch Drüseneinwucherung zerstörte Epiglottisbasis vor.

Die primitivste Form des Morgagnischen Ventrikels ist eine Rinne zwischen Plica aryepiglottica inferior und Stimmband. Der eigentliche Morgagnische Ventrikel wird erst durch Verschwinden der Plica aryepiglottica inferior und durch Reduction des unteren Epiglottisrandes, d. h. Bildung eines Taschenbandes formiert.

B. Spekulative Abhandlungen.

Dubois (4) hat 1886 in den Studien über Säugetiere von M. Weber den Larynx der Cetaceen bearbeitet und auch seine Phylogenie erörtert. Er nimmt als ausgemacht an: Dies Organ ist von einem Stadium ausgegangen, das zwar tief steht, jedoch höher als bei Marsupialia; es hat durch Anpassung an die bestimmten Forderungen der Lebensweise wichtige Änderungen in Proportion und Form der Teile erlitten. Manche Eigentümlichkeiten weisen auf eine niedere Stufe der Entwickelung hin; doch muß unentschieden bleiben, ob man es hier mit einem primitiven niedrigen Zustande zu tun hat, oder ob dieser sich aus einem höheren durch Rückbildung entwickelte.

Die Ausgangsform des Larynx der Odontoceti muß bereits viel Übereinstimmung mit dem Larynx der rezenten Säuger besessen haben, die über den Marsupialia stehen; andererseits stand sie durch ihre Muskulatur (die sich der Larynxmuskulatur der Marsupialier nähert) tiefer als der Larynx der rezenten Monodelphier. Wahrscheinlich besaß die Stammform der beiden Cetaceen-Gruppen noch nicht die röhrenförmige Vereinigung der Epiglottis mit den Cart. arytaenoideae, die bei den Odontoceti sich findet; aber der Bau war ähnlich dem Bau des Larynx bei Odontoceti. Von dieser ursprünglichen Form entfernten sich nach der einen Seite die Odontoceti durch Auswachsen der genannten Knorpel und Vereinigung derselben zu einer langen Röhre, die sich

allmählich senkrecht zur Achse des übrigen Larynx aufrichtete. Die Mystacoceti dagegen behielten den ursprünglichen Zustand dieser Knorpel und blieben hierin den übrigen Säugern ähnlicher; bei ihnen sind aber Ausstülpungen des Larynx, die den Ventriculi Morgagni homolog sind, unter gleichzeitiger Verlängerung der Processus posteriores der Arytaenoidknorpel und Rückbildung der Cart. thyreoidea vergrößert und verschmolzen zu einem großen laryngealen Sack. *Bolaena* und *Megaptera* kann man als Übergänge zu den Odontoceti betrachten, da sich bei ihnen die Andeutung einer laryngealen Röhre findet, die Cart. thyreoidea stärker entwickelt, der laryngeale Sack weniger groß ist.

Die Vergleichung des Larynx der Cetaceen mit dem der Ungulaten und Carnivoren fissipedia et pinnipedia ergab, daß keine durchlaufende Ähnlichkeit mit einer der beiden Tiergruppen besteht. Denn findet man auch in einem Punkte eine Übereinstimmung mit einer der beiden Gruppen, so fehlt sie doch wieder in einem anderen Punkte, der nun seinerseits wieder Ähnlichkeiten gerade mit der anderen Gruppe darbieten kann. Und dies gilt nicht allein für Merkmale, die man als sekundär durch Anpassung erworben betrachten muß, wie die Vereinigung der Epiglottis mit den Ary-Knorpeln zu einer Röhre bei den Odontoceti, sondern auch für Verhältnisse, die wahrscheinlich ursprünglich sind, z. B. die ventrale Unterbrechung der Cart. cricoidea und der Trachealringe, das Verhalten der Aryknorpel gegenüber der Larynxhöhle, den Ursprung des Musculus thyreopharyngeus von der Innenfläche der Cart. thyreoidea, das Vorhandensein eines M. kerato-crico-arytaenoideus, das Fehlen eines M. crico-arytaenoideus lateralis.

Im gleichen Jahre veröffentlichte Dubois (3) eine neue Deutung des Schildknorpels der Säuger, welche bald von Gegenbaur und seiner Schule gebilligt wurde. Er wies auf mannigfache Beziehungen des Thyreoids mit dem Visceralskelet der Amphibien und Reptilien hin, das eine verschiedengradige Verschmelzung seiner Komponenten zeige. Der Nervus laryngeus superior verläuft bei den Sauriern zwischen den beiden Zungenbeinhörnern zum Larynx, bei Cheloniern zwischen 2. und 3., bei Crocodiliern hinter dem einzigen Zungenbeinhorne. Die Monotremen bieten den Schlüssel zum Vergleich Ihr Thyreoid (Fig. 4) besteht aus zwei lateralen auseinanderweichenden, medial direkt mit einem kleinen knorpeligen Mittelstücke verbundenen Bogenpaaren, von denen das vordere lateral mit dem hinteren Zungenbeinhorne verschmolzen ist, das hintere sich aber lateral mit dem Cricoid syndesmotisch verbindet. Der vordere Thyreoidbogen hat eine außerordentliche Ähnlichkeit mit dem Zungenbein. Die M. interhyoidei, welche die vorderen und hinteren Thyreoidbogen jederseits verbinden und von N. laryngis superior vagi versorgt werden, sind rechte Visceralmuskeln, ebenso wie der zwischen beiden Hyoidhörnern gespannte, vom N. glossopharyngeus innervierte M. interhyoideus. Da die beiden Zungenbeinhörner den 2. und 3. Visceralbogen repräsentieren, sind die beiden Thyreoidbogen als 4. und 5. Visceralbogen (= 2. und 3. Kiemenbogen), das unpaare Mittelstück als ihre Copula aufzufassen. Die Verschmelzung aller vier, bzw. fünf Komponenten in ein Stück und der Mangel jeglicher Gelenke kann nicht überraschen, weil die verkümmernden, nicht mehr für die Atmung funktionierenden Teile des Visceralskeletes der Amphibien und Fische auch vielfach verschmelzen.

Bei den Marsupialiern bildet das Thyreoid eine breitere Platte, deren dorsoventraler Rand in ein ansehnliches vorderes und hinteres Horn ausläuft, welche beide durch eine oft recht tiefe Einbuchtung getrennt sind. Dubois

vergleicht die beiden Hörner und die Einbuchtung mit dem Bogen und Spalt der Monotremen und sieht darin eine weiter vorgeschrittene Verschmelzung der Bogen und der Copulae. Nur in beiden Hörnern sind noch Homologa des vierten und fünften Visceralbogens gegeben. Die einheitliche Platte des Thyreoids der Placentalier ist vorn mit dem hinteren Hyoidhorne, hinten mit dem Cricoid verbunden, jedoch an anderer Stelle wie bei den Aplacentaliern. Die Derivate des vierten und fünften Visceralbogens sind hier nur aus dem Verlaufe des R. internus nervi laryngei superioris zu erschließen.

G. GEGENBAUR (8) versuchte bald darauf in seiner gedankenreichen Studie über die Epiglottis den Vergleich aller Kehlkopfknorpel mit den Schlundbogen der Fische streng durchzuführen. Er ließ sich hierbei von den Ideen leiten, welche HENLE über die Entwicklung des Kehlkopfes als eines stufenweise fortschreitenden Organes 1839 publiziert hatte, und hielt gleichfalls dafür, daß die dem Luftwege zugeteilten Skeletbildungen wahrscheinlich von den Seitenknorpeln der Amphibien herkommen. *Proteus* besitzt jederseits ein einheitliches Knorpelstück. Die Larven von *Salamandra maculosa* und *Triton* besitzen ebenso am Eingange in den Luftweg eine Knorpelanlage: Cartilago lateralis (HENLE). Bei älteren Larven gliedert sich ein kleines vorderes Arytaenoid von der einheitlichen Cartilago lateralis ab. Bei anderen Arten ist der Seitenrand der Cart. lateralis eingekerbt oder tiefer eingeschnitten. Bei *Salamandra atra* kommen sogar isolierte, quere Knorpelstreifen vor. Die seitlichen Einschnitte lehren, daß der Knorpel im Begriffe steht, eine Reihe von Folgestücken zu bilden. Die Cartilago lateralis liegt nicht nur am Eingange des Luftweges, sondern erstreckt sich sogar bis zum Beginne der Lungen. Bei längerer Ausdehnung des laryngo-trachealen Teiles sind die Seitenknorpel lang und schmal, ihr Rand zeigt Einkerbungen und Vorsprünge, an welchen sich die Tendenz zur Bildung von Ringen nicht verkennen läßt. Bei *Siren* kommen an Stelle des Seitenknorpels eine Reihe diskreter Knorpelstücke vor. Auch bei Schlangen zeigt sich der Seitenknorpel im lateralen Zusammenhange der sonst gesonderten knorpeligen Trachealringe. GEGENBAUR erkennt darin einen von Amphibien abzuleitenden Zustand, der erst in weiter Entfernung von seinem Ausgangspunkt verschwindet. Durch Verwachsung des hinter den Stellknorpeln liegenden Abschnittes der Seitenknorpel entsteht bei den Amphibien das die Stellknorpel tragende Cricoid; jeder Seitenknorpel wird mehr oder minder in Abschnitte aufgelöst, welche mit denen der anderen Seite zu Halbringen oder Ringen verbunden werden.

Bei den Reptilien herrschen äußerst mannigfaltige Zustände; bald sind mehr, bald weniger Ringe verwachsen. Auch bei den Säugern ist die phylogenetische Entstehung des Cricoids aus einzelnen hinten offenen Ringen erkennbar.

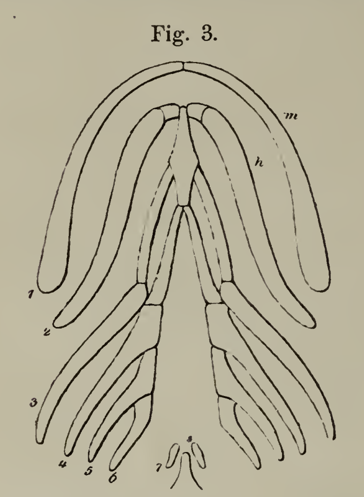
Die einzelnen Befunde bilden eine kontinuierliche lückenlose Reihe der Veränderungen, durch welche die Stell-, Ring- und Trachealknorpel aus dem Seitenknorpel der Amphibien gesondert werden. In der Entwicklungsgeschichte der Sauropsiden und Säuger gehen zwar die verschiedenen, auf die Luftwege verteilten Knorpelgebilde nicht mehr aus einer einfachen Cartilago lateralis hervor, aber das zeigt nur, daß Phylogenese und Ontogenese sich nicht vollständig decken.

Was die Ableitung der Cart. lateralis betrifft, so meint GEGENBAUR, daß die von HENLE als Dilatator aditus laryngis aufgeführte glatte Muskelschicht, welche sich bei *Siredon* am medialen Rande des letzten, vierten Kiemenbogens

befestigt, Beziehungen des Knorpels zum Kiemenskelet offenbare. Die Cart. lateralis sei ein problematischer Überrest des V. Kiemenbogens oder ein 7. primitiver Visceralbogen (Fig. 3). Die Amphibien besitzen drei wirkliche Kiemenbogen; der IV. ist eigentlich ein Rudiment; der III. nur aus einem einzigen Stück bestehende Bogen ist wenig mehr als ein Rudiment; also herrsche eine caudalwärts zunehmende Reduction. Das Rudiment des IV. Bogens verhalte sich zum III. Bogen nicht anders, wie die Cart. lateralis zum IV. Bogenreste. Die Volumenminderung sei vom I. bis zum IV. Kiemenbogen in sukzessivem Fortschritte begriffen. Der V. Bogen habe seine Verbindung mit dem vorhergehenden Bogen und zugleich an Umfang verloren.

Einen vollkommeneren Zustand treffe man bei Fischen. Der V. Bogen der Notidaniden liegt noch in der Reihe der übrigen Bogen, hinter ihm folgen zwei Bogen (*Heptanchus*) oder ein Bogen (Hexanchus); als letzter noch zweigliedriger, freilich kiemenloser Bogen tritt er bei den übrigen Haien auf. Unter den Ganoiden kommt der eingliedrige Zustand nur den Stören zu. Die Reduction auf ein einziges Glied ist bei den Teleostiern allgemein. Hier wird der V. Bogen jederseits durch das der Kiemenbogennatur ganz entfremdete Os pharyngeum inferius vorgestellt, das mit dem Kiemenskelet durch Bandmassen locker verbunden ist.

Fig. 3.

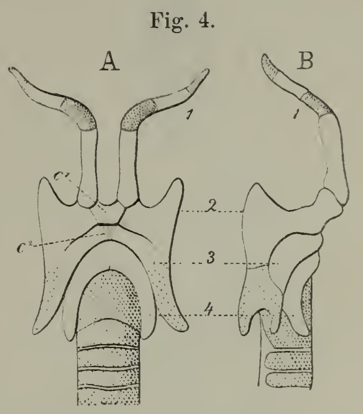


Visceralbogen der *Triton*-Larve. 3—6 Kiemenbogen I—IV. 7. Cartilago lateralis. (Nach Gegenbaur.)

Das V. Bogenpaar erhalte sich bei den Amphibien knorpelig und sondere sich in das Skelet der Luftwege, welche zwischen dem beiderseitigen Knorpel beginnen und diesem eine neue Aufgabe zuweisen, welche er ausführen kann, wenn er sich in Teilstücke umbildet. Bei Amphibien bleibt das Luftwegskelet zum größten Teile indifferent und läßt als ersten gesonderten Knorpel nur den paarigen Aryknorpel auftreten. Im weiteren Fortschritt geht bei den Sauropsiden das Tragstück der Stellknorpel als Cricoid aus einer Anzahl der ersten Trachealringe hervor, welche unvollständig gesondert sind. Cricoid und Arytaenoide bestehen mit einigen Knorpeln von geringerer Bedeutung bei den Säugern fort, deren Kehlkopf durch neue Zutaten ein zusammengesetztes Gebilde einer viel höheren Stufe wird. Bei den Amphibien liegt der Larynx zwar hinter dem Zungenbein, wenngleich eine an die Reduction des Kiemenskeletes geknüpfte Vorwärtsbewegung desselben vorhanden ist; damit wird der Kehlkopf dem nasalen Luftwege genähert. Bei den Sauropsiden ist der Larynx auf das Zungenbein geschoben. Der Larynx der Säuger gelangt auch auf einen dem Zungenbein der Sauropsiden vergleichbaren Apparat, welcher aus dem Kiemenskelet hervorging, aber vier Bogenpaare umfaßt, während am Zungenbein der Sauropsiden höchstens drei erkannt sind, wie auch die Amphibien nur drei rudimentäre Bogenpaare zeigen. Dieser Umstand schließt die Näherung der Säuger an die Reptilien und heute lebenden Amphibien vollständig aus. Für die Stammform der Säuger wird ein Hyoidapparat mit vier Bogenpaaren

postuliert, welcher sich in Hyoid- und Thyreoidapparat sonderte. GEGENBAUR sucht den Hyoidapparat der Monotremen (Fig. 4) als einen in seinen Komponenten zusammengehörigen einheitlichen Apparat zu erweisen. Der erste Bogen hat seine Gliederung behalten; die folgenden drei Bogen bestehen nur aus je einem einzigen Gliede. Der zweite Bogen ist am Basihyale angefügt, der dritte Bogen mit dem Basihyale verbunden und der vierte dem dritten Bogen angeschlossen. Bei *Ornithorhynchus* ist der zweite mit dem dritten in synostotischer terminaler Verbindung; Reste dieses Zustandes erhalten sich sogar noch im zweibogigen Hyoid der Säuger. Der erste Hyoidbogen ist auch bei Amphibien und Eidechsen selbständiger, als die folgenden Bogenpaare, welche einander mehr gleichwertig sind. Aus dem ursprünglichen Hyoidkomplexe löst sich das in das Thyreoid übergehende Bogenpaar, dessen beide Stücke schon bei Beutlern zum einheitlichen Thyreoidknorpel verwachsen; der primitive Zustand leuchtet aber aus der innigen Verbindung zwischen Hyoid und Thyreoid hervor. Obwohl bei den echten Mammaliern das Thyreoid sich durch seine Höhe und andere Eigenschaften von den beiden Bogen sondert, welche man als Zungenbein auffaßt, so bleibt doch die ursprüngliche Zusammengehörigkeit in der lateralen Kontinuität des zweiten Hyoidstückes mit dem Thyreoid und in der Lage des Thyreoids über, bezw. auf dem Hyoid, welche auf den niederen Zustand hinweist, unverkennbar. Wie der primitive Larynx mit dem Cricoid vom Thyreoid teilweise umschlossen wird, so kommt das Zungenbein unter das Thyreoid zu liegen. Der aus einer Anzahl erhaltenen gebliebener und dem Zungenbein angeschlossener Kiemenbogenreste entstandene Apparat des Zungenbeines nimmt bei den Amnioten den primären Larynx auf; bei den Sauropsiden schließen sich nur Teile von zwei Kiemenbogen an das primäre Hyoid an, bei den Säugern jedoch drei Bogen, wovon die beiden letzten durch Concrescenz in das Thyreoid übergehen und mit dem Kehlkopf eng verbunden werden.

Fig. 4.



Kehlkopf und Zungenbeinapparat von *Ornithorhynchus*. (Nach GEGENBAUR.) *A* Ventrale, *B* seitliche Ansicht, *1* Hyoidbogen, *2*, *3*, *4* Kiemenbogen, c^1 c^2 Copulae.

Eine neue Erwerbung des Kehlkopfes ist die Epiglottis; daher ist zu untersuchen, wie dieselbe entstanden ist und woher sie ihren Stützknorpel erhalten hat. GEGENBAUR faßte die Eigenschaften der Epiglottis zunächst übersichtlich zusammen:

Sie besitzt die funktionelle Bedeutung, daß sie gegen den weichen Gaumen empor tritt, die Kommunikation der Mundhöhle mit dem Pharynx in zwei seitliche Abschnitte trennt und den Kehlkopfeingang in nähere Beziehung zum Cavum pharyngonasale bringt, um den Luftweg offen zu erhalten. Bei Monotremen senkt sich das Velum vor der Epiglottis hinab. Den Beutlern und einer großen Anzahl von Säugern ist die Anlagerung des Velums vor die Epiglottis und der dadurch bedingte Eintritt des Aditus Laryngis in den Nasopharyngealraum gemeinsam; außerdem hat die Epiglottis aller Säuger (Monotremen bis Affen) als Stützgebilde dem Muskelzuge Widerstand zu leisten und

den Larynxeingang zu schützen. Die zum M. palatopharyngeus gehörige Muskulatur umfaßt die Epiglottis von vorn her und macht ein Anstemmen derselben zum Offenhalten des Luftwegs nötig; beim Passieren eines Bissens auf dem seitlichen Wege wird nicht minder eine Widerstandsleistung der Epiglottis erforderlich.

Wahrscheinlich erfolgte die feinere Zerkleinerung der Nahrung durch

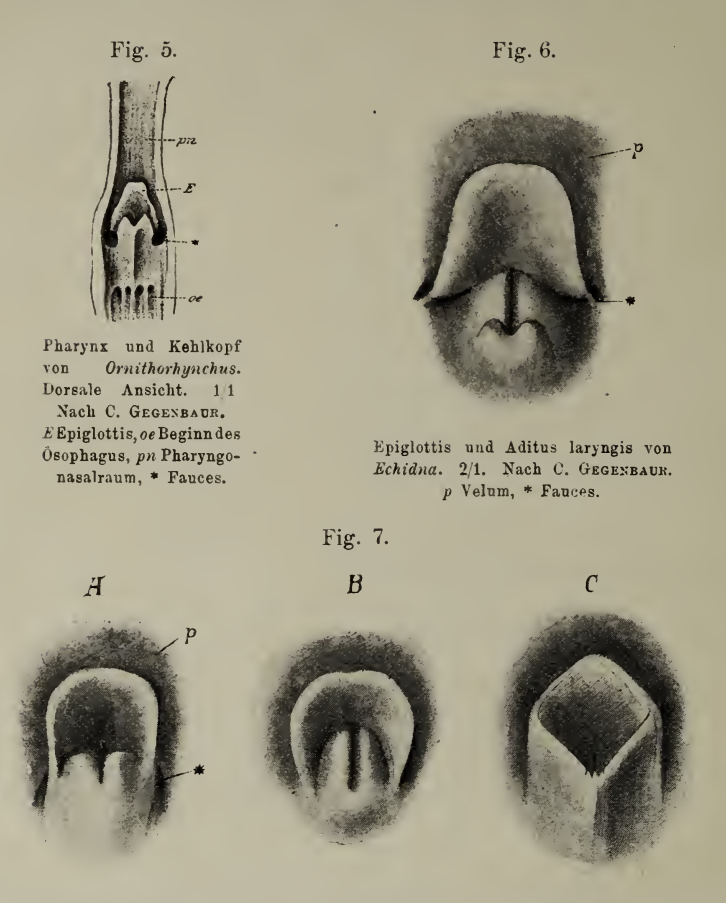


Fig. 5.

Pharynx und Kehlkopf von *Ornithorhynchus*. Dorsale Ansicht. 1/1 Nach C. GEGENBAUR. *E* Epiglottis, *oe* Beginn des Ösophagus, *pn* Pharyngonasalraum, * Fauces.

Fig. 6.

Epiglottis und Aditus laryngis von *Echidna*. 2/1. Nach C. GEGENBAUR. *p* Velum, * Fauces.

Fig. 7.

Epiglottis mit Aditus laryngis (vergrößert). (Nach GEGENBAUR.) *A* von *Halmaturus ualabatus* von hinten, *B* Derselbe von oben, *C* von *Dasyurus viverrinus*.

Zunge und harten Gaumen, ehe die molare Differenzierung des Gebisses eingetreten war. Dies war mit der Ausbildung des weichen Gaumens verknüpft und damit stand die nach dem Anschluß der Epiglottis an den Gaumen hervorgetretene Beziehung des Larynx zum Cavum pharyngonasale und die Sicherung kontinuierlicher Atmung im engsten Konnex.

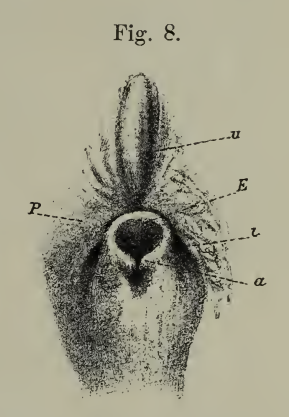
Die breite rein frontal gestellte Epiglottis der Monotremen ragt zur Stütze des Velum und Sicherung des Luftweges vor dem Kehlkopf empor (Fig. 5, 6). Ihr seitlicher Rand läuft abwärts gegen den Kehlkopf aus, ohne sich in bedeu-

tende Schleimhautfalten fortzusetzen. Von den Stellknorpeln ziehen lateral abgedachte Schleimhautfalten zur Epiglottiswurzel.

Die Befunde bei verschiedenen Beutlerarten (Fig. 7) bilden eine ziemlich vollständige Reihe, in welcher die Epiglottis andere Beziehungen zum Kehlkopf bzw. zu den Stellknorpeln erwirbt. Sie hat die vorwiegend frontale Stellung aufgegeben und umfaßt mit bedeutender Krümmung den Aditus laryngis. Ihre anfänglich lateral in die Gegend des Ringknorpels auslaufenden, durch Schleimhautfalten gebildeten Ränder erreichen allmählich als Plicae aryepiglotticae die vorragenden Enden der Stellknorpel. Dadurch erhält der Aditus laryngis eine vollständige Umrandung und wird zu einem in den Pharynxraum vorspringenden Rohre gestaltet, welches leichter vom Ostium pharyngonasale umfaßt werden kann. Somit hat sich die Epiglottis dem Kehlkopfeingange angepaßt und behütet die vervollkommnete Bahn des Luftweges.

Der engere Anschluß der Epiglottis an den Kehlkopf bildet eine feststehende Einrichtung der Placentalier. In den meisten Abteilungen herrscht die primitive Form, d. h. ein Mangel an ausgesprochenen Plicae aryepiglotticae, z. B. *Felis catus*, *tigris*, *Meles taxus*, wo die Epiglottisränder lateral am Larynx ohne Faltenverbindung mit den Stellknorpeln ziehen. Die Prosimier in der Primatenreihe zeigen die doppelte Form. Bei *Stenops gracilis et tardigradus* hat die Epiglottis keine Verbindung mit den Stellknorpeln; die Lemuren besitzen einen kontinuierlichen Übergang der Epiglottisschleimhaut zu den Stellknorpeln, so daß der Aditus laryngis wie ein lateral komprimiertes Rohr aufragt. Der Kehlkopfeingang der Arctopitheci (*Hapale*) und Platyrrhinen stimmt mit dem Verhalten bei *Stenops* überein. Bei anderen, z. B. *Inuus silvanus* ist die niedrige Form durch die Bildung von Plicae aryepiglotticae überwunden und damit die höchste Stufe (Fig. 8) des Anschlusses des Kehlkopfes an die Epiglottis erreicht, doch ergibt sich darin kein Ausdruck einer höheren Gesamtorganisation.

Fig. 8.



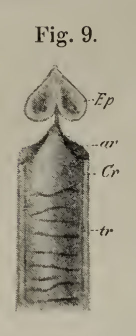
Aditus laryngis von *Pithecus satyrus juv.* (1/1) (Nach GEGENBAUR.) *P* Velum, *E* Epiglottis, *a* Stellknorpel, *u* Uvularwust.

Da man versucht sein könnte, die Epiglottisbildungen niederer Zustände als eine in fortlaufender Ausbildung begriffene »Reihe« zu beurteilen, an welche die Verhältnisse der Säuger anschließen, kritisiert GEGENBAUR diese Meinung sehr eingehend. Er verwirft den Versuch von G. B. HOWES (1887), die am vorderen Umfange des Kehlkopfeinganges der ungeschwänzten Amphibien befindlichen paarigen Vorsprünge mit oder ohne medianen Verbindungsteil wegen der Ähnlichkeit mit der paarigen Papillenbildung, welche HIS als Epiglottisanlage bei Menschenembryonen beschrieben hatte, als Epiglottis zu deuten. Die Falten seien reine Produkte der Schleimhaut, entbehren jeglichen Stützgebildes, kommen nur den Anuren zu und werden bei Urodelen vermißt; daher besitze die Formähnlichkeit mit der Säugerepiglottis keinen großen phylogenetischen Wert; Anuren und Säuger seien systematisch zu weit voneinander entfernt.

Bei Schildkröten, Eidechsen und Schlangen sind manche Einrichtungen vor dem Kehlkopfeingange von HENLE als Epiglottis angesprochen worden. Den Schildkröten kommt eine membranöse Epiglottisfalte hinter der Zungen-

wurzel zu. Einige Saurier besitzen einen kurzen zungenförmigen Vorsprung. In den schmäleren und kürzeren Vorsprung der Schlangen ragt der Processus epiglotticus des Cricoidknorpels hinein. Ein Teil der Eidechsen besitzt ähnliche Zustände. Der Processus epiglotticus kommt nicht selten auch ohne einen Vorsprung der Schleimhaut vor. Bei manchen Vögeln besteht bald nur eine quere Falte, bald ein papillenartiger Vorsprung, welcher selten einen Processus epiglotticus einschließt.

Fig. 9.

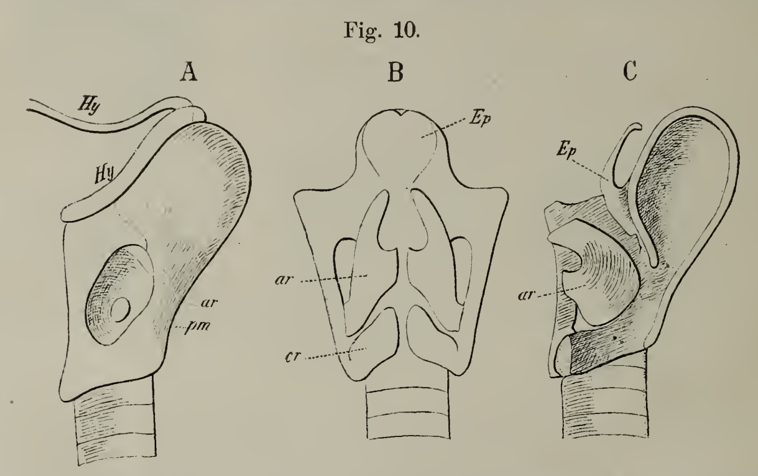


Larynx mit Epiglottisknorpel von *Ornithorhynchus*. (Nach GEGENBAUR.) *Ep* Epiglottisknorpel, *Cr* Cricoid, *ar* Stellknorpel, *tr* Trachea.

Es herrscht also eine große Mannigfaltigkeit der als Epiglottis angesehenen Falten, welche teils lokale Vorsprünge der Schleimhaut, teils wirkliche Schleimhautfalten am Kehlkopfeingange sind. Nur die vom Cricoid ausgehende Fortsatzbildung ist konstant und erscheint als eine tiefer eingreifende Einrichtung der Sauropsiden. Aber damit ist keine zu den Säugern führende Brücke gebildet. Den bei den Ichthyopsiden bestehenden Schleimhautfalten komme ein erheblich größerer Wert zu.

Endlich wendet sich GEGENBAUR dem Knorpel der Epiglottis zu, um aus dessen Eigenschaften Kunde über die Herkunft des Organes zu schöpfen. Der Epiglottisknorpel nimmt bei Monotremen nur einen Teil der Epiglottis ein und liegt frei unter der Schleimhaut ohne festere Verbindung mit einem Skeletteile des Larynx (Fig. 9), vom Cricoid ziemlich entfernt. Auch mit den das Thyreoid präformierenden Skeletgebilden hängt er nur durch lockeres

Fig. 10.



Kehlkopf von *Phalangista vulpina* ($^2/_1$). (Nach GEGENBAUR.) *A* mit Zungenbein von der rechten Seite, *B* dorsal, *C* im Medianschnitt, *Ep* Epiglottis, *ar* Stellknorpel, *pm* Processus muscularis, *cr* Cricoid, *Hy* Zungenbein.

Gewebe zusammen. Basal besitzt der Epiglottisknorpel eine kurze Trennungsspur. Bei den Beutlern aber verbindet sich die Basis des Epiglottisknorpels fest mit dem Vorderrande des Thyreoids. Vor der Verbindungsstelle liegt der Zungenbeinkörper, welcher gewöhnlich eine am Epiglottisknorpel vorhandene Einsattelung einnimmt. Ferner ist der mediane Teil des Thyreoids mit dem Cri-

coid bei *Didelphys*, *Dasyurus* sehr fest verbunden, bei *Halmaturus* sogar verwachsen. Bei *Phalangista* (Fig. 10) ist an Stelle des Thyreoids und Cricoids ein einziges Skeletgebilde mit einer großen blasenförmigen medianen Auftreibung verhanden. GEGENBAUR meint, das Thyreoid ist mit dem Cricoid nicht bloß median, sondern beiderseits mittels eines hinteren Hornes verwachsen, welches man sonst dem Cricoid frei angeheftet findet. Durch diese Verschmelzung wird der gesamte Larynx zu einer Stütze für die Epiglottis. Infolge der festen Verbindung mit dem Kehlkopfskelet ist die Epiglottis kein labiles Gebilde und kann, wenn die Umschließung des Aditus laryngis durch den Isthmus pharyngonasalis unterbrochen war, den Anschluß hinter dem Velum leichter wieder herstellen.

Unter den Placentaliern zeigt die Epiglottisplatte selten Andeutungen einer basalen Duplizität. Die Verbindung mit dem freien Rande des Thyreoids erhält sich zwar bei manchen, z. B. *Felis*, *Meles*, *Procyon*, jedoch rückt die Verbindungsstelle vom freien Rande nach der inneren Seite desselben. So bildet bei Kaninchen, Ratte, *Arvicola* der Epiglottisknorpel einen der Innenfläche des Thyreoids anliegenden Vorsprung. Lockere Verbindung des Epiglottisknorpels ist unter den Prosimiern allgemein geworden. Bei den Affen liegt die Verbindung mehr an der Innenseite des Thyreoidrandes.

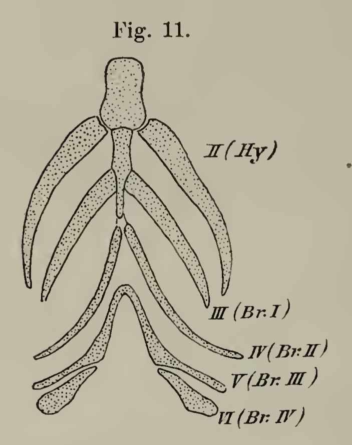
Zugleich wird die Stellung der Epiglottis verändert. Bei Beutlern, auch bei Prosimiern, selbst bei Lemuren bildet die Längsachse des Epiglottisknorpels einen dorsal offenen Winkel mit der Längsachse des Thyreoids, dagegen bei den Affen nahezu einen rechten Winkel. Dadurch erhält die Epiglottis die Funktion eines Kehldeckels statt der ihr bei Beutlern allgemein zukommenden Rolle eines Stützorganes für den in den engen Isthmus pharyngonasalis hineinragenden Kehlkopfeingang.

GEGENBAUR betrachtete die Basis des Epiglottisknorpels als älteren Teil. Die Duplizität derselben bei Monotremen ist ein primitives Verhalten und die Einheitlichkeit des freien Epiglottisteiles durch Verwachsung zweier ursprünglich diskreter Skeletstücke erworben. Der zweifellos hyaline Epiglottisknorpel bewahrt seinen primitiven Gewebscharakter nur bei den Monotremen; unter den Marsupialiern ist die elastische Modifikation, freilich mit sehr verschiedener Ausbildung der elastischen Netze bereits ausgeprägt. Bei Prosimiern scheint der Beginn der Umwandlung der Intercellularsubstanz noch vorhanden und läßt schließen, daß der hyaline Knorpel auch für die Placentalier den Ausgangspunkt vorstellte. Der Knorpel der Epiglottis ist somit phylogenetisch aus dem hyalinen Zustande hervorgegangen und hat erst bei den echten Säugern die Modifikation in elastischen Knorpel erworben.

Die Ansicht, daß der Epiglottisknorpel ein Produkt der Schleimhaut sei, wird verworfen. Da der Knorpel gegen den Schleimhautüberzug durch die perichondrale Schicht deutlich abgegrenzt wird, ist er ein selbständiges Skeletgebilde, welches nicht aus der Schleimhaut entstanden ist. Bei Beurteilung der Epiglottis fällt der Schwerpunkt nicht auf den Schleimhautüberzug, sondern auf den Knorpel, welcher wegen seiner Stützbedeutung als Hauptbestandteil des Organes anzusehen ist. Aus diesen Gründen glaubt GEGENBAUR den Epiglottisknorpel als Skeletteil erkannt zu haben und erörtert die Frage, aus welchen Skeletstücken derselbe hervorgegangen sein kann. Das Gerüst des Kehlkopfes bleibt außer Betracht; die Lage der Epiglottis weist auf das Kiemenskelet hin. Die noch angedeutete Trennung des Knorpels in paarige Hälften begünstigt die Vermutung. Das vollständige Kiemenskelet der jetzt lebenden

Amphibien dient ihm als Vergleichsobjekt, das auch bei den unbekannten Vorfahren der Säuger bestanden haben mag; da sich die Teile des Kiemenskeletes der Amphibien bis zum dritten Kiemenbogen auf den Hyothyreoidapparat der Säuger beziehen lassen, dürfe man den 4. Kiemenbogen der Amphibien als Vorläufer des Epiglottisknorpels in Anspruch nehmen. Die der Epiglottis der Monotremen bereits zukommende Stützfunktion, die primitive Paarigkeit ihres Knorpels, endlich seine in früheren Zuständen mit anderen Skeletknorpeln übereinstimmende, gewebliche Beschaffenheit begründen die Annahme, für welche freilich mit dem gegenwärtig bekannten Material kein direkter Beweis geführt werden kann. Da der Abstand der Monotremen von den nächst tiefer stehenden Abteilungen der Vertebraten außerordentlich weit ist, hält GEGENBAUR die Hoffnung auf vollständige Lösung des Epiglottisproblems und den direkten Nachweis eines knorpeligen Kiemenbogens in der Epiglottis für wenig wahrscheinlich; auch auf die Paläontologie setzt er keine hohen Erwartungen, aber er glaubt, daß mit dem Vorrücken des primitiven Larynx auf den zum Thyreoid werdenden Abschnitt des Hyothyreoid-Apparates das vierte Bogenknorpelpaar vor den Kehlkopfeingang gelangte und bei der Entstehung des weichen Gaumens eine Stütze desselben abgab, die sich zu einem einheitlichen Gebilde gestaltete.

Fig. 11.



Visceralskelet der Larve von *Ichthyophis glutinosa* (nach P. und J. SARASIN) 8/1. *Br.* Branchiale, *Hy* Hyoidbogen.

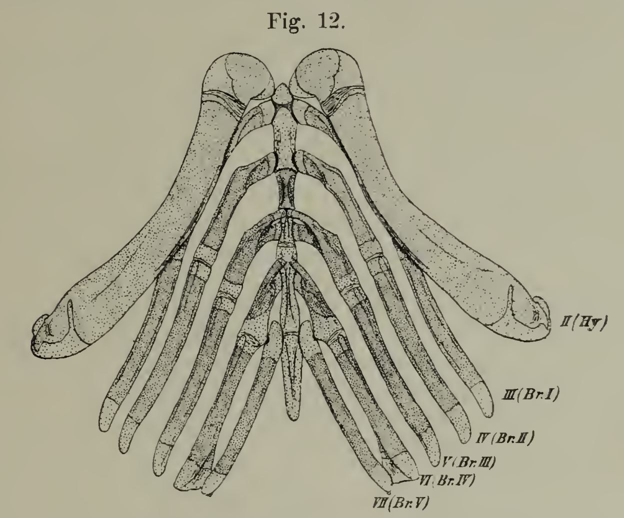
E. GÖPPERT (12) hat die von GEGENBAUR skizzenhaft ausgesprochenen Gedanken ins einzelne ausgeführt und durch eine Reihe sehr sorgfältiger Beobachtungen die Beweise für ihre Richtigkeit zu erbringen versucht. Ausgehend von der Ansicht, daß GEGENBAUR den Seitenknorpel mit Recht vom V. Kiemenbogen (= VII. Visceralbogen) abgeleitet habe, und bestärkt durch WILDERS nachträgliche Zustimmung, beschrieb GÖPPERT in gründlicher Weise das System der Kiemenbogen bei den rezenten Amphibien, sowie die Umgestaltung derselben.

Die hintersten (V, VI) Kiemenbogenpaare der Urodelen sind allgemein rudimentär; denn sie schließen nicht mehr durch Copulae zusammen, ihre ventralen Enden sind weit getrennt und hängen an den nächstvorderen Bogen. Bei den Anurenlarven ist der Kiemenkorb unter hochgradiger Konzentrierung an der Bauchseite geschlossen. Gymnophionen weisen die morphologisch wichtigsten Zustände auf. Bei Larven von *Ichthyophis glutinosa* (Fig. 11) ist der VI. Visceralbogen (= 4. Kiemenbogen, *Br. IV*) rudimentär, der III. und IV. (= 1. und 2. Kiemenbogen, *Br. I.* und *II.*) hängt mit dem Hyoidbogen (*II. Hy.*) durch zwei Copulae innig zusammen. Der V. Bogen ist selbständig und verbindet sich nur mit dem der anderen Seite. An seinem dorsalen Ende befestigt sich der kurze VI. Bogen (= IV. Kiemenbogen, *Br. IV*). Im fertigen Zustande ist die Copularverbindung zwischen dem III. und IV. Bogen verschwunden und der Rest des VI. Bogens mit dem dorsalen Teile des V. verschmolzen. Hierin stimmt das Kiemenskelet von *Ichthyophis* mit dem der Fische überein. Wenn man die Seitenknorpel mit einem durch das *Ichthyophis*-Skelet

ergänzt gedachten Zustande des Visceralskeletes von vier (*Ichthyophis*) Kiemenbogen vergleicht, so stellen sie sich als hinterste Glieder einer Reihe gleichwertiger Stücke dar; sie fügen sich unverkennbar in die Reihe der Visceralbogenpaare ein, wie bei den Fischen (Fig. 12) das VII. Paar der Visceralbogen das ganze System nach hinten abschließt. In dem schräg nach vorn gerichteten Verlauf stimmen die Seitenknorpel mit den eigentlichen Kiemenbogen überein; zweifellos sind sie den VII. Visceral- (= 5. Kiemen-) Bogen der Fische homolog.

Nachdem schon GEGENBAUR das Verhalten der Muskulatur als Beweis für die Kiemenbogennatur der Cartilago lateralis herangezogen und WILDER die an der Cartilago lateralis ansitzenden Muskeln als Wiederholung eines Teiles der Muskeln typischer Kiemenbogen aufgefaßt hatte, suchte GÖPPERT (10) 1894 bei den Amphibien, wo »zuerst in der Tierreihe« ein Kehlkopf auftritt, die phylogenetische Entstehung der Kehlkopfmuskeln durch ausgedehnte

Fig. 12.



Kiemenskelet von *Amia calva* (Nach EDW. PHELPS ALLIS) (3/4). *Br.* Branchiale, *Hy* Hyoidbogen.

Untersuchungen festzustellen. Die Möglichkeit, daß dieselben einmal direkt als Schließer und Öffner des Kehlkopfes aus der visceralen Muskulatur entstanden seien, lehnt GÖPPERT ab, um den Nachweis zu versuchen, daß die zwei Pharynxmuskeln, M. dorsopharyngeus und M. hypopharyngeus im Laufe der Phylogenese Beziehungen zum vordersten Abschnitte der Luftwege erlangten, sich als Kehlkopfmuskeln umbildeten und Schritt für Schritt ihre primitive Anordnung und Wirkungsweise einbüßten.

Er glaubt, daß sowohl der Dilatator, als der Constrictor laryngis im ursprünglichen Verhalten noch unzweideutige Beziehungen zur Pharynxmuskulatur zeigen, da sie nicht nur das Lumen des Kehlkopfes, sondern gleichzeitig das Lumen des Pharynx beeinflussen. Aus diesem Zustande entwickelte sich erst eine Muskulatur, die zu höherer Leistung für den Kehlkopf befähigt war und ihm ausschließlich angehörte. Teile der Schlundmuskulatur haben also ganz allmählich ihre primitive Anordnung und Wirkungsweise zugunsten einer neu erworbenen und sich weiter ausbildenden Beziehung auf die Luftwege aufgegeben und sich als reine Kehlkopfmuskeln entwickelt. Dies gilt besonders

für den M. dorsopharyngeus, Dilatator laryngis, der sich an dem Kehlkopfskelet nach Lage und Innervation in gleicher Weise verhält, wie die ihm homodynamen Levatores arcuum branchialium an den Kiemenbogen, und zweitens für den Laryngeus ventralis, der das Verhalten des dem Branchiale IV zugehörigen Hyopharyngeus an der Cartilago lateralis wiederholt. Dazu kommt, daß der N. recurrens sich als Ramus branchialis des Vagus als Nerv des VII. Visceral- (5. Kiemen-) Bogens erkennen läßt. Der Dilatator laryngis ist nicht Abkömmling des M. hyopharyngeus, sondern stammt vom M. dorsopharyngeus; daher ist er dem Levator arcus visceralis V homodynam. Im primitiven Zustande wirkte der gesamte Dorsopharyngeus gleichzeitig als Kehlkopföffner und Pharynxschließer (Proteus). Aber der hintere Teil des Muskels gab die doppelte Funktion auf und wirkte ausschließlich als Constrictor pharyngis. Der vorderste als M. dorsolaryngeus unterschiedene Abschnitt des M. dorsopharyngeus besorgt bei sämtlichen Urodelen in ursprünglicher Weise die Öffnung des Kehlkopfeinganges und Verengerung des Pharynx. Er befestigt sich an der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis, bzw. am Arytaenoid. Im einfachsten Verhalten zeigt der craniale Teil des Dorsopharyngeus keinerlei Besonderheit, dann trennt er sich aber von dem caudalen Abschnitte des Muskels oder wird wenigstens selbständiger. Bei einigen Formen bleibt er nach Rückbildung der übrigen Teile des Dorsopharyngeus allein als Dilatator laryngis (Dorsolaryngeus) übrig, doch behält er zunächst seine Doppelnatur als Schlund- und Kehlkopfmuskel bei. Weiter aber bahnt sich eine ventrale Verlagerung des Ursprunges an, die allmählich den Muskel der Beziehung zum Pharynx entkleidet und ausschließlich in den Dienst des Larynx stellt.

Bei den Anuren trifft man zum ersten Male in der Wirbeltierreihe einen reinen zu höherer Leistung für den Kehlkopf befähigten Dilatator laryngis.

Das System der Kehlkopfverengerer (Constrictores) besteht bei *Proteus* und *Menobranchus* aus einem dorsalen und ventralen Paar Mm. laryngei ventrales und dorsales, die direkt von Pharynxmuskeln abzuleiten sind; denn ihre Fasern streichen in der Verlaufsrichtung des Dorsohyopharyngeus und ihre Leistung beschränkt sich nicht auf den Kehlkopf allein; sie beteiligen sich auch an der Verengerung des Pharynx. Der M. hyopharyngeus gehört in eine Reihe mit den Constrictores arcuum branchialium. Er ist das hinterste Glied eines den Zungenbeinbogen und die Kiemenbogen untereinander verbindenden Muskelsystems; die Constrictores vereinigen also ebenfalls die Eigenschaften von Pharynx- und Larynx-Muskeln. Weiterhin wird ihre Doppelnatur aufgegeben. Entweder erhalten sich die Laryngei und ordnen sich mehr in Form eines Ringes an, oder die seitliche Trennung zwischen dorsalem und ventralem Paare schwindet und aus der Verschmelzung beider geht der paarig gebaute Sphincter hervor, oder es geschieht eine Differenzierung innerhalb der primitiven Mm. laryngei nach den beiden Seiten ihrer Wirkung hin. Das eine Produkt der Sonderung tritt ganz in den Dienst des Pharynx (Mm. pharyngei ventrales et dorsales), das andere schließt sich dem Kehlkopfe an und geht sekundär in die Bildung eines aus zwei symmetrischen Hälften bestehenden Ringmuskels (Sphincter laryngis) ein.

Bei den übrigen untersuchten Arten wird der Sphincter laryngis von den Mm. laryngei ventrales aus gebildet und diese treten mit dem M. dorsopharyngeus zusammen. Die Vorfahren der Anuren besaßen Mm. pharyngei als primitive Schließmuskeln des Kehlkopfes. Der Sphincter ging aus einem ventralen Paare dieser Muskeln hervor und übernahm die Wirksamkeit der Mm. laryngei, soweit

sie sich auf den Larynx bezog. Die Mm. laryngei gingen damit vollständig verloren.

Im Jahre 1898 schilderte E. GÖPPERT (12) den Kehlkopf der Amphibien noch eingehender. Durch Umbildung der paarigen Seitenknorpel entsteht das primitive Laryngotrachealskelet. Die vordere Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis steht unter dem unmittelbaren Einflusse der Kehlkopfmuskulatur. Die hier inserierenden und entspringenden Muskeln bedingen ihre besondere Gestalt. Infolge der Bewegung, welche die Pars arytaenoidea beim Öffnen und Schließen der Kehlöffnung ausführt, wird sie bei einer großen Anzahl von Arten vom übrigen Teile der Cartilago lateralis abgegliedert und selbständig.

Die hinter den Kehlkopfmuskeln liegende Pars cricotrachealis der Cartilago lateralis paßt sich der Wand des Luftweges an. Sie dehnt sich einerseits über die ganze Länge der Trachea bis zur Lungenwurzel aus, anderseits greift sie auf die Dorsal- und Ventralseite der Trachea über, um deren Lumen zu sichern, während sie anfänglich rein seitlich liegt. Bei *Siren* und *Amphiuma* tritt Faserknorpel in dem Skeletstücke auf und erhöht seine Biegsamkeit, ohne die Festigkeit zu mindern. Bei anderen Arten wird das Stück in einzelne aufeinander folgende Abschnitte zerlegt.

Die vordersten Bezirke der Pars cricotrachealis dienen als Stütze für die beweglichen Arytaenoidea; daraus erklärt sich die Differenzierung innerhalb der Pars cricotrachealis, welche bei *Coecilia tentaculata* (HENLE) beginnt. Der orale Teil bildet das Cricoid, der caudale das eigentliche Trachealskelet. Die Bedeutung des Cricoids wächst bei Anuren dadurch, daß Teile der Kehlkopfmuskulatur daran befestigt werden. Das Cricoid wird zu einem Bestandteile des Larynx selbst. Der Höhepunkt ist bei *Pipa americana* erreicht, wo aus der Pars cricotrachealis des Seitenknorpels ein mächtiges Cricoid und ein aus getrennten Stücken bestehendes Trachealskelet hervorgegangen ist. Auch Teile des Hyoidapparates werden in den Verband des Kehlkopfes aufgenommen.

Der Kehlkopfeingang der Urodelen besitzt die einfachste Form einer longitudinal gestellten Spalte an der Vorderdarmgrenze, die seitlich von zwei Schleimhautfalten (Pl. aryepiglotticae HENLE) begrenzt wird.

Bei den Anuren springt der Kehlkopf in die Mundhöhle vor. Zahlreiche Arten sind durch ein Paar symmetrisch angeordneter Papillengruppen am Kehleingange ausgezeichnet just an einer Stelle, welche der Lage der Epiglottis bei den Säugern entspricht. HOWES hat sie mit der Säuger-Epiglottis verglichen, bestärkt durch die Angabe von HIS, daß die Epiglottis aus einer paarigen embryonalen Anlage entsteht. Nachdem aber KALLIUS den Irrtum der HISschen Behauptung nachgewiesen hat, kann die Homologisierung nicht gebilligt werden. Interessant ist nur, daß der Teil des Kehlkopfeinganges, dem die Epiglottis der Säuger angehört, schon sehr früh die Ausgangsstelle besonderer Differenzierungen geworden ist.

Bei Reptilien finden sich noch Hinweise auf die Sonderung des Laryngotrachealskeletes aus den Seitenknorpeln; denn die Arytaenoide einer Anzahl von Ophidiern stehen in hyalinknorpeligem Zusammenhange mit dem Cricoid. Die Gestalt des letzteren zeigt, daß es durch die Verbindung beider Seitenknorpel dorsal und ventral vom Luftwege entstand. Da das Cricoid nur ausnahmsweise gegen die Trachealringe scharf abgegrenzt ist, erscheint es als Abkömmling des vordersten Teiles der Pars cricotrachealis des Seitenknorpels, dessen Zusammenhang erhalten blieb, das Trachealskelet als eine Bildung des folgenden Teiles, in dessen Bereich eine weitgehende Zerlegung stattfand.

Das Cricoid erfährt bestimmte Differenzierungen. Bei mehreren Formen (Ascalaboten, *Hatteria*) entwickelt es seitlich je einen Fortsatz, der dem Ursprunge des Dilatator laryngis dient. Sehr verbreitet gehen ferner vom oralen Rande des Cricoids Fortsätze aus. Der ventrale Fortsatz (Processus epiglotticus, Henle) wird, da er mit dem Epiglottisknorpel der Säuger nichts zu tun hat, besser durch das indifferente Wort Processus anterior inferior bezeichnet. Dieser kann mächtiger ausgebildet und vom übrigen Cricoid (manche Chelonier) als ein selbständiges mit dem Cricoid verbundenes Procricoid abgegliedert werden. Der Anlaß für die Abgliederung ist in der Schließmuskulatur zu suchen.

Fast allgemein hat sich der Larynx dem Zungenbeine aufgelagert und ihm durch ein Band (Ligamentum cricohyoideum) vom Vorderrande des Cricoids zur Dorsalseite des Hyoids (viele Saurier, Crocodilier) oder durch Teile der Schließmuskulatur (manche Saurier: *Cyclodus*, Ascalaboten, *Amphisbaena* und Chelonier) verbunden. Beides kann auch gleichzeitig der Fall sein. Bei den Cheloniern und Crocodiliern liegt der Larynx auf dem schildartig breiten Zungenbeinkörper, der hier eine ähnliche Rolle für den Kehlkopf spielt, wie das Thyreoid für Säuger.

Ein paarig gebauter Sphincter kommt bei Reptilien am häufigsten vor; aber bei einzelnen Arten sämtlicher Ordnungen erhält sich der primitive M. laryngeus mehr oder weniger gesondert; die Stammform der jetzt lebenden Reptilien muß daher die Gliederung der Schließmuskulatur in vier Quadranten (Mm. laryngei) besessen haben; in jeder Ordnung ist selbständig die seitliche Verschmelzung der Muskulatur zur Ausbildung eines paarigen Sphincter erfolgt.

Bei *Echidna* ist das Cricoid gegen die Trachealringe nicht scharf abgegrenzt und die Anlage der Arytaenoide hängt mit der Anlage der seitlichen Teile des Cricoids, wie bei menschlichen Embryonen, zusammen. Alle derartigen Zusammenhänge zwischen den Bestandteilen des Laryngotrachealskeletes liegen seitlich vom Luftwege und lassen den Bezirk der Cart. lateralis, der sie entstammen, noch feststellen. Bei den Arytaenoiden der Monotremen und Marsupialier ist besonders die Verbindung in der dorsalen Medianebene zu beobachten. Bei *Echidna*-Embryonen hängen sogar beide Knorpel kontinuierlich zusammen. Das Bild erinnert an das bei *Siren* angetroffene Verhalten. Die Befunde an *Echidna*-Embryonen deuten darauf hin, daß bei Vorfahren der Monotremen die Arytaenoide bzw. Partes arytaenoideae der Cart. laterales miteinander kontinuierlich zusammenhängen. Das gleiche müßte auch für die Marsupialier gelten.

Das Bestehen der dorsalen Brücke zwischen den Stellknorpeln während eines Abschnittes der Phylogenese macht das Auftreten der Procricoide verständlich. Wenigstens das vordere Interarytaenoid hängt auf embryonalen Stadien von *Echidna* mit dem vorderen Rande der Dorsalbrücke zusammen und erscheint als Fortsatz derselben. Die weite Verbreitung des vorderen Procricoids läßt in ihm einen ursprünglichen Besitz aller Säuger vermuten. Auch den Placentaliern kommt ein solcher Zusammenhang zwischen den Stellknorpeln zu. Als Rest derselben wäre die bei Ungulaten, Carnivoren, Prosimiern bestehende ligamentöse Verbindung zwischen beiden Arytaenoiden aufzufassen.

Ein eigentlicher Processus vocalis fehlt den Monotremen; auch fehlen Santorinische Knorpel (Cart. corniculatae), die bei menschlichen Embryonen direkt mit dem Apex der Arytaenoide zusammenhängen, also Abgliederungen

der letzteren sind (KALLIUS). Bei *Echidna* fehlt dem Cricoid der dorsale Abschnitt des Ringes.

Das primäre Laryngotrachealskelet der Säuger und Reptilien stimmt sehr gut auch betreffs der Gliederung in Arytaenoid, Cricoid und Trachealringe überein. Der dorsale Zusammenschluß der Arytaenoide bei Aplacentaliern und die Ausbildung der Procricoide, die mit den gleichnamigen Stücken der Reptilien nichts zu tun haben, ist eine Besonderheit der Säuger. Da der bei Reptilien allgemein bestehende dorsale Zusammenschluß des Cricoids bei *Echidna* fehlt, ist er erst innerhalb der Säugerklasse erworben worden. Möglicherweise ist das Verhalten des Laryngotrachealskeletes der Säuger und Reptilien von einem gemeinsamen Urzustande abzuleiten, in welchem bereits eine Differenzierung der drei Hauptabschnitte des ganzen Systems erreicht war.

Über die sogenannte Epiglottis der Reptilien spricht sich GÖPPERT in gleichem Sinne wie GEGENBAUR aus, trotz einer gewissen Ähnlichkeit kann sie nicht für homolog erachtet werden.

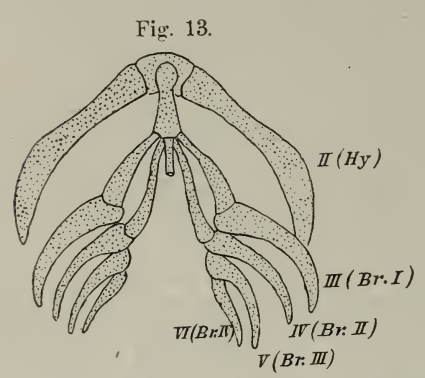
Die zur Vervollständigung und Sicherung des Luftweges bei Amphibien und Reptilien bestehenden Einrichtungen beleuchten zwar den Weg, welchen die Phylogenese in der Stammreihe der Säuger einschlug, doch repräsentieren sie nicht selbst die Stadien derselben.

Epiglottisartige Bildungen sind bei Reptilien von HENLE konstatiert. Bei *Platydactylus*, *Monitor*, *Chamaeleo* verbindet eine quere Schleimhautfalte die Pl. arytaenoideae ventral vom Kehlkopfeingange. Bei *Lacerta agilis* ist die ventrale Falte derart verlängert, daß man bereits von einer Epiglottis sprechen kann. Bei *Bronchocele jubata* ragt eine starke Epiglottis an der ventralen Verbindung der Pl. arytaenoidea hervor und wird median durch einen Fortsatz des Cricoids gestützt. Sie erinnert sehr an die Epiglottis der Säuger. Unzweifelhaft schützt sie den Kehleingang gegen das Eindringen von Schleim und schließt, wenn sie durch Nahrungsmassen herabgedrückt wird, deckelartig einen großen Teil des Kehlkopfeinganges. Diese Bildungen lassen sich mit der Säugerepiglottis nicht wirklich homologisieren, weil sie offenbar in den verschiedenen Abteilungen der Saurier selbständig erworben wurden. Auch ihre Funktion als Deckel des Kehlkopfspaltes unterscheidet sie wesentlich von der Säugerepiglottis, welche den andringenden Ingesta Widerstand leistet und dieselben gemeinsam mit dem Gaumen zwingt, seitlich am Kehlkopf vorbeizugehen. Anfänglich wird wohl die Epiglottis der Säuger ähnliches Verhalten und Bedeutung gehabt haben, wie die Epiglottisbildungen der Saurier. Bei den Ophidiern unterstützen Erhebungen den Anschluß des Kehlkopfeinganges an die Choane. Die sogenannte Epiglottis der Chelonier ist eine Falte der Mundhöhlenschleimhaut am Hinterrande der Zunge vor dem Aditus laryngis, nicht an seiner Umgrenzung. Bei den Krokodilen fehlt jede Epiglottis.

Ferner verwirft GÖPPERT den Versuch HENLES, aus dem Schildknorpel der Reptilien sowohl das Thyreoid als das Cricoid der Säuger abzuleiten und einen Fortsatz des Schildringknorpels als Vorläufer des Epiglottisknorpels zu deuten. DUBOIS hatte durchaus recht, das Thyreoid auf den 4. und 5. Visceral- (= 2. und 3. Kiemen-)Bogen zurückzuführen. Nicht nur die augenfällige Übereinstimmung des Thyreoids der Monotremen mit dem Hyoid und die Tatsache, daß die beiden Bogen des Thyreoids durch den vom Laryngeus superior innervierten Interarytaenoidmuskel verbunden werden, ebenso, wie sich zwischen den beiden Bogen des Zungenbeines ein dem Glossopharyngeus zugehöriger Interhyoidmuskel ausgespannt, sondern auch GÖPPERTS Nachweis, daß die

beiden Thyreoidbogen tatsächlich in Kiemenbogen entstehen, genau wie die Bestandteile des Zungenbeines, sprechen für die neue Behauptung. Schon W. HIS wies das Material des vierten, KALLIUS das des vierten und fünften Visceralbogens der Anlage des Thyreoids zu. Da der Hyoidapparat der Reptilien gegenüber dem Visceralskelet der Säuger stark reduciert erscheint, muß letzteres nicht von Reptilien, sondern von Formen mit vollständigem Visceralskelet abgeleitet werden. Vergleichbare Beziehungen zwischen Kehlkopf und Teilen des Hyoidapparates sieht GÖPPERT bei Amphibien und Reptilien. Der erste Anfang ist bei *Siren lacertina* gegeben. Viel inniger wird der Anschluß des Kehlkopfes bei Anuren. Allgemein ist der Kehlkopf der Reptilien mit dem Zungenbein verbunden. Bei den Schlangen entspringt der Retractor laryngis am Hyoidapparat. Bei den übrigen Ordnungen liegt der Kehlkopf auf dem Zungenbeinkörper. In besonderer Anpassung an den Kehlkopf ist der Zungenbeinkörper der Schildkröten und Krokodile als breite Platte ausgebildet. Aber die Teile des Hyoidapparates, welche bei den genannten Arten mit dem Kehlkopfe verbunden sind, können keinesfalls mit dem Thyreoid der Säuger homologisiert werden. Bei Amphibien und Reptilien bestehen nur Parallelen zur Schildknorpelbildung; denn der vierbogige Hyoidkomplex kann nicht von irgend einer Art der beiden Gruppen abgeleitet werden. Die Amphibien zeigen wenigstens Homologa der Seitenteile des Thyreoids. Alle Perennibranchiaten, Derotremen und Urodelenlarven besitzen noch den fünften Visceral(= 3. Kiemen-Bogen. Bei den Urodelen ist (Fig. 13) das System der Copulae reduciert, insofern als außer dem Zungenbein

Fig. 13.



Kiemenskelet von *Siren lacertina* (nach J. G. FISCHER) (1/1). *Br.* Branchiale, *Hy* Hyoidbogen.

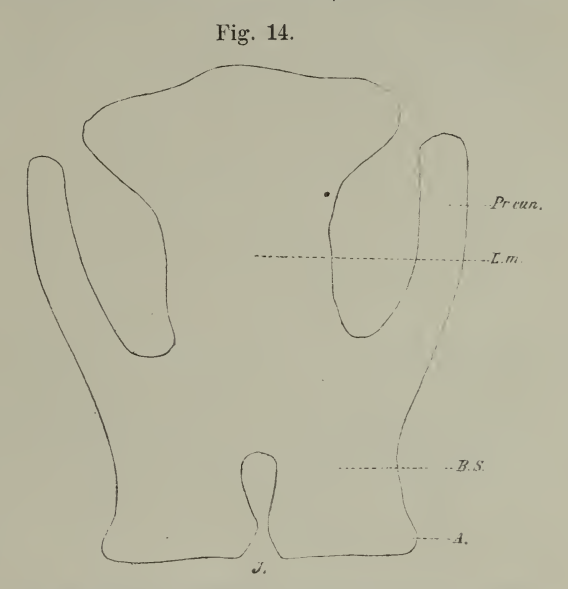
(*II. Hy.*) nur noch der erste (*III., Br. I.*) und zweite (*IV., Br. II*) Kiemenbogen mit ihm verbunden sind; das ventrale Ende des dritten Bogens schließt sich dem vorhergehenden etwa in der Mitte der Länge desselben an (*V., Br. III*). Bei *Ichthyophis* sind die Bogen des Visceralskeletes vollkommen erhalten. Bei ausgewachsenen Tieren hängt der Zungenbeinbogen mit dem ersten Kiemenbogen durch eine mediane Copula zusammen und bildet ein dem Hyoid der Säuger direkt vergleichbares Stück. Die folgenden vierten und fünften Bogen sind ventral verschmolzen. Eine Verbindung zwischen den beiden thyreoidalen Stücken sowie zwischen dem vorderen derselben und dem ersten Kiemenbogen fehlt. Auch hier ist das System der Copulae gering entwickelt. Das Bogensystem von *Ichthyophis* steht dem Zustande, den wir für die Vorfahren der Säuger vorauszusetzen haben, am nächsten. Der Kopfdarm wird ganz ähnlich, wie bei Monotremen von den Bogen umfaßt. Es fehlt nur ein der Copula des Thyreoids entsprechendes Stück. Aber die vollständige Homologie aller einzelnen Teile das Hyoidkomplexes der Monotremen ist bei Fischen zu finden. Wahrscheinlich haben die amphibischen Vorfahren der Säuger einen reicheren Visceralapparat besessen, als die heutigen Amphibien.

Nachdem GEGENBAUR die Cartilago lateralis als Teil des Kiemenskeletes

(7. Bogen) erklärt und die Epiglottis aus dem 6. Bogen abgeleitet hatte, suchte GÖPPERT (9) 1893 die Herkunft der übrigen Knorpelteile im Kehlkopfskelet der Säuger aufzuklären, sowie die Epiglottis samt ihrer Nachbarschaft nochmals genauer ins Auge zu fassen. Er hält das Procricoid zwischen den beiden Aryknorpeln für einen Abkömmling des Cricoids, das Corpusculum triticeum für den Rest einer knorpeligen Verbindung zwischen dem zweiten Hyoidbogen und dem ersten Thyreoidbogen, die Cart. Corniculatae Santorini für Abgliederungen der Aryknorpel. Den WRISBERGschen Knorpel spricht er nicht als Produkt einer submukösen Verknorpelung, sondern als Abkömmling des Epiglottisknorpels an.

Im primitivsten Falle wird der länglich schmale Kehlkopfeingang bei *Echidna* vorn nur von dem mittleren Teile der breiten frontal gestellten Epiglottis und seitlich durch zwei von der Epiglottisbasis ausgehende, einander parallel zu den Arytaenoiden ziehende Plicae aryepiglotticae begrenzt, welche den seitlichen Randfalten am Aditus laryngis der Amphibien und Reptilien, den Plicae arytaenoideae homolog sind. Nur der mittlere Teil der Epiglottis ist durch Knorpel versteift; ihre beiden lateral von den vorderen Insertionen der aryepiglottischen Falten liegenden Abschnitte (Plicae epiglotticae laterales) entbehren einer Knorpelstütze. Die Basis des Epiglottisknorpels ist paarig und durch stärkere Krümmung nicht nur der Epiglottisfalte, sondern auch dem eigentlichen Kehlkopfeingange angepaßt.

Fig. 14.

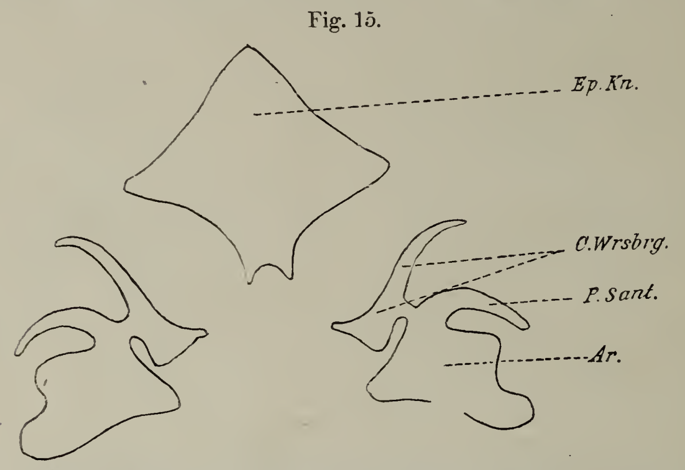


Epiglottisknorpel von *Erinaceus europaeus* $^{11}/_{1}$. (Nach GÖPPERT.) *L.m.* Mediane Platte, *Pr. cun.* Processus cuneiformes, *B.S.* basale Seitenteile, *A.* basaler Fortsatz, *J.* Incisur.

Bei den übrigen Säugern schmiegt sich die Epiglottis dem Kehlkopfeingange besser an, als bei Monotremen. Ihre Seitenteile, Plicae epiglotticae laterales, legen sich mehr bogenartig von vorn um ihn herum und stehen zugleich in inniger Beziehung zu den Plicae palatopharyngeae, so daß sie neben den Plicae aryepiglotticae einen seitlichen Schutz des Aditus laryngis geben. Meist laufen sie an der Seite der Arytaenoide allmählich aus, indem sie annähernd den aryepiglottischen Falten parallel streichen. Manchmal (Leporiden, Marsupialier, Muriden, Lemuren) erreichen die Seitenteile der Epiglottis die Spitzen der hoch emporragenden Arytaenoide. Die Falten nehmen an Höhe zu, und so erhält der Kehlkopfeingang ein mehr oder weniger langes, durch die Epiglottis gebildetes Ansatzrohr, welches in das Cavum pharyngonasale hineinreicht. Die hier weniger mächtigen Plicae aryepiglotticae sind im Innern des Epiglottisrohres nachweisbar.

In einer Reihe von Fällen beschränkt sich der Epiglottisknorpel keineswegs auf die Epiglottis, sondern greift auf die Seitenteile des Kehlkopfeinganges, die Plicae aryepiglotticae, über, so daß die Epiglottis nur von medialen Teilen desselben gestützt wird. Als Typus betrachtet GÖPPERT den Epiglottisknorpel der Insectivoren (Fig. 14). Derselbe umgreift wie ein breites, weit nach hinten reichendes Knorpelband die Ventralseite des Kehlkopfeinganges und sendet drei Fortsätze aus: eine in die Epiglottis ragende Platte (*L.m.*), sowie zwei laterale Processus cuneiformes (*Pr. cun.*), welche die Plicae aryepiglotticae stützen. Bereits bei den Insectivoren seien unzweideutige Zeichen von Rückbildung an den basalen Teilen dieses Knorpels nachweisbar. Bei *Myrmecophaga* treten sie in stärkerem Grade auf; die Knorpelbasis wird hier in unregelmäßige Bruchstücke aufgelöst und besonders der Processus cuneiformis samt einem ihn tragenden Stücke der Basis isoliert. Die Einheit des primitiven Epiglottisknorpels wird bei den Caniden (Fig. 15) in drei Stücke: den sekundären Epi-

Fig. 15.

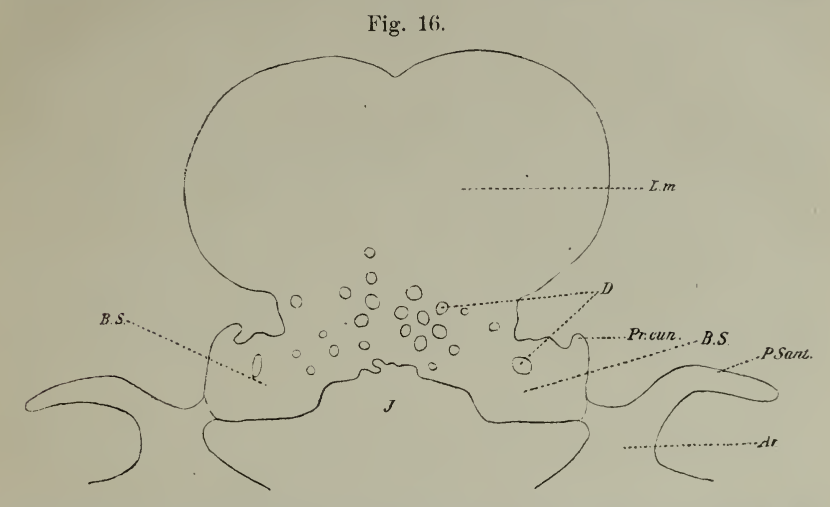


Skelet des Kehlkopfeinganges vom Hunde (1/1) (Nach GÖPPERT.) *Ar.* Arytaenoid, *Ep.Kn.* Epiglottisknorpel. *C.Wrsbrg.* Cartilago Wrisbergii. *P.Sant.* SANTORINIscher Fortsatz.

glottisknorpel und die beiden WRISBERGschen Knorpel zerlegt. Die Homologie der letzteren mit den Seitenteilen des Insectivorenknorpels ist an Form und Lage der Knorpelstücke nachzuweisen. Während der embryonalen Entwicklung trete sogar vorübergehend eine Verbindung zwischen den Anlagen des sekundären Epiglottisknorpels und der WRISBERGschen Knorpel auf. Die Rückbildung hängt vielfach mit einer stärkeren Ausbildung der Plicae aryepiglotticae und ihrer Skeletstücke (Cart. Wrisbergii) zusammen, welche mit dem Arcus palatopharyngeus den seitlichen Schutz des Aditus laryngis besorgen. Da bei jungen Hunden, jungen Igeln, *Talpa*-Embryonen die seitlichen Epiglottisteile deutlicher angelegt sind, handelt es sich um die Rückbildung früher vorhandener Seitenteile der Epiglottisfalte. Bei den Prosimiern, Arctopitheci, Platyrrhinen sind die Epiglottisseitenteile gut ausgebildet, bei Catarrhinen reduciert; sie fehlen völlig dem Menschen, so daß nur die Plicae aryepiglotticae seitlich, der mediane Teil der Epiglottis vorn den Kehlkopfeingang umrahmen. Die frühere Existenz seitlicher Epiglottisteile wies KALLIUS entwicklungsgeschichtlich nach.

Den Ausgangspunkt bildet der Prosimier *Stenops* (Fig. 16), dessen Epiglottisknorpel ein bogenförmig den Kehlkopfeingang umfassendes Knorpelband vorstellt und damit dem Knorpel der Insectivoren, *Myrmecophaga* sowie der Stammform der Caniden gleicht. Von dem Knorpelband erhebt sich median

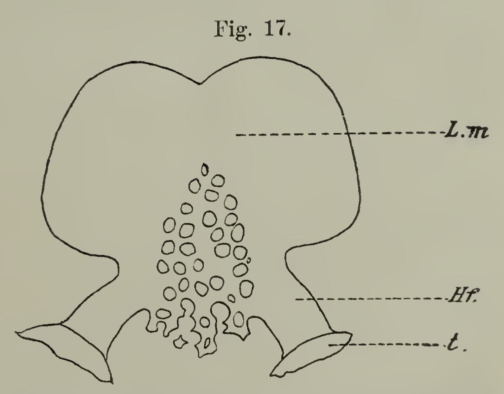
Fig. 16.



Epiglottisknorpel von *Stenops tardigradus* $^{10}/_1$ (Nach Göppert). *Ar.* Arytaenoid, *B.S.* Basale Teile, *D.* Knorpellücken, *Lm.* mediane Platte, *Pr. cun.* Proc. cuneiformis, *P. Sant.* Proc. Santorini.

die mächtige Stützplatte der Epiglottis, während die beiden Enden des Bandes niedrige Processus cuneiformes nach oben entsenden. Sekundär hängt der Epiglottisknorpel durch je ein schmales Knorpelband mit dem Arytaenoid zusammen. An *Stenops* schließt sich *Otolicnus* an, dessen primitiver Epiglottisknorpel (Fig. 17) zwar in den sekundären Epiglottisknorpel und die beiden Wrisbergschen Knorpel zerfallen ist, aber die primitive Zusammengehörigkeit der drei Stücke unverkennbar zeigt.

Fig. 17.



Knorpel des Kehlkopfeinganges von *Otolicnus crassicaudatus* $^{4}/_1$. (Nach Göppert.) *Hf.* Haftfortsätze, *Lm.* Mediane Platte, *t.* Thyreoidrand.

Der alte Verband des Epiglottisknorpels ist noch erhalten bei den Arctopitheci (*Hapale*) und Platyrrhinen (*Cebus* und *Ateles*), während bei den Catarrhinen und Menschen der Wrisbergsche Knorpel selbständig wurde.

Der primitive Epiglottisknorpel besitzt eine gewisse Selbständigkeit zur Epiglottisfalte; seine basalen Teile gehören der vorderen Umgrenzung des primitiven Kehlkopfeinganges und nur sein medianer plattenartiger Fortsatz gehört der Epiglottisfalte selbst, bzw. dem von ihr gebildeten sekundären Kehlkopf-

eingange an. Bei *Echidna* wird der Aditus laryngis vorn vom mittleren knorpelig gestützten Teile der Epiglottis, seitlich aber von den Plicae aryepiglotticae begrenzt und die seitlichen Epiglottisteile (Pl. epiglotticae laterales) von der Beteiligung am Aufbau der Wand des obersten Kehlkopfraumes ausgeschlossen. Wie GEGENBAUR zeigte, passen sich die Plicae epiglotticae laterales der höheren Formen dem Kehlkopfeingange an, indem sie ihre annähernd frontale Stellung, die sie bei *Echidna* besitzen, aufgeben und sich seitlich vom Aditus laryngis nach hinten biegen. In manchen Fällen erreichen sie die Spitzen der Arytaenoide und fügen somit dem primitiven Kehlkopfeingang ein Ansatzrohr hinzu. Selbst in diesen extremen Fällen des Abschlusses der Epiglottis an den Kehlkopfeingang bleiben die alten Plicae aryepiglotticae erhalten. Allerdings weisen sie dann oft Rückbildungserscheinungen auf. Ihr freier Rand kann nicht mehr die Epiglottis erreichen, sondern endet schon weiter unten in der Höhe der oberen Teile des Thyreoids (Plicae arythyreoideae bei *Lemur* und *Felis domestica*). In anderen Fällen waren die Plicae epiglotticae laterales der Rückbildung ganz oder fast ganz verfallen. Dann zeigten sich die Plicae aryepiglotticae als eigentliche Schützer des Kehlkopfeinganges stark entwickelt (Insectivoren, *Ursus*, *Canis*, *Homo*).

Dadurch beweist der Epiglottisknorpel eine gewisse Selbständigkeit gegenüber der Epiglottisfalte, d. h. Form und Lagerung seiner Basis kann nicht aus den Beziehungen zur Epiglottisfalte verstanden werden. Bei Nagern, Carnivoren, Prosimiern treten neben Arten, welche einen mächtigen paarigen Epiglottisknorpel besaßen, andere auf, denen jede Spur von Paarigkeit oder erheblicher Ausdehnung des Epiglottisknorpels fehlt. Da aber die Paarigkeit der Basis des primitiven Fpiglottisknorpels, sowie seine Beziehungen zu den aryepiglottischen Falten des primitiven Kehlkopfeinganges über die ganze Säugerreihe verbreitet sind, zweifelt GÖPPERT nicht daran, daß diese Eigenschaften schon der Stammform aller Säuger zukamen. Der Epiglottisknorpel verhalte sich mit seiner paarigen Basis ganz identisch, wie die übrigen unzweifelhaft dem Visceralskelet entstammenden Bogenbildungen des Kopfdarmes der Säuger. Wie diese umspannt er mit seinen symmetrisch angeordneten basalen Teilen bogenförmig den ihm zugehörigen ventralen Abschnitt des Darmsystems. Damit sei eine weitere Stütze für die Auffassung des Epiglottisknorpels als eines Abkömmlings des Kiemenskeletes gegeben.

Der Epiglottisknorpel der Placentalier verhält sich ungemein verschieden zum Thyreoid. In einem Falle bleibt er frei, im anderen Falle fügt er sich unmittelbar dem Thyreoid an oder sendet Haftfortsätze zu ihm. GÖPPERT deutet die Unabhängigkeit des Epiglottisknorpels als den ursprünglichen Zustand, da er mit dem übereinstimmt, was bei den Monotremen besteht, und die Befestigung am Thyreoid als spätere Erwerbung einzelner Ordnungen. Wenn die Basis des Epiglottisknorpels dem oberen Thyreoidrande aufliegt (z. B. *Ornithorhynchus*, Beutler, viele Placentalier), so schwindet die frühere Paarigkeit, ohne daß größere Seitenteile ausgebildet werden. Oberer Thyreoidrand und Basis des Epiglottisknorpels passen sich dann einander genau an. Ein zweiter, die ursprüngliche Paarigkeit beseitigender Faktor sind Rückbildungen der basalen Knorpelteile. Die Paarigkeit der Epiglottis ist sehr verbreitet, sogar in den Ordnungen mit primitiven Charakteren (Monotremen, Insectivoren, Prosimier, Edentaten). Daher erklärt GÖPPERT im Widerspruch zu SYMMINGTON den paarigen Zustand des Epiglottisknorpels für primitiv, den unpaaren als abgeleitet.

Wer über die Ableitung des Epiglottisknorpels reflektiert, muß sich für

eine der beiden Möglichkeiten entscheiden: entweder ist der Epiglottisknorpel an Ort und Stelle als Stütze der Epiglottisfalte entstanden, oder er ist von einem anderen knorpeligen Skeletteile abzuleiten. Der Knorpel liegt bereits bei den Monotremen in voller Ausbildung vor. Die paarige Basis desselben bleibt bei Annahme eines selbständigen Auftretens unverständlich.

Da bei dem Versuche, den Epiglottisknorpel von einem älteren Stücke abzuleiten, kein anderer Knorpel des Kehlkopfskeletes, weder Cricoid noch Thyreoid, als Mutterboden angesehen werden kann, kommt allein der 6. Visceralbogen = IV. Kiemenbogen nach Gegenbaur in Betracht. Die elastischen Netze machen die Ableitung aus hyalinem Knorpel nicht unmöglich; denn hyaliner und elastischer Knorpel sind nicht prinzipiell voneinander zu trennen. Die Einlagerung der elastischen Fasern in den hyalinen Knorpel erfolgte jedenfalls sekundär. Die Paarigkeit der Basis des Epiglottisknorpels findet bei der Ableitung von einem Kiemenbogen die bündigste Erklärung und ist ein Beweis für die Richtigkeit derselben. Der Epiglottisknorpel besaß ursprünglich paarigen Bau und stimmt dadurch mit anderen aus dem Visceralskelet stammenden Teilen, namentlich dem Thyreoidbogen, überein; er verlor infolge einer Um- oder Rückbildung seine paarigen Teile. Beim Kiemenskelet der Fische hat der 4. (bzw. 6.) Bogen eine Lagerung, welche eine Beziehung zum Epiglottisskelet verstehen läßt.

Obgleich der 4. Visceralbogen der Gymnophionen stark reduciert ist, kann man ein Bild des ursprünglichen Verhaltens durch die Annahme gewinnen, daß er eine dem vorhergehenden 5. Bogen ähnliche Gestalt, nämlich eines median geschlossenen Knorpelbogens besessen habe. Dieselbe konnte direkt als Ausgangspunkt für die Entstehung des Epiglottisknorpels dienen. Von ihm hat sich nur der ventrale Teil erhalten, nachdem er in die Epiglottisfalte einen Fortsatz geschickt hatte. Der Aufbau des Visceralskeletes niedriger Formen gewährt also unter allen Umständen die Möglichkeit, auch den Epiglottisknorpel von ihm abzuleiten. Der Umstand, daß der Epiglottisknorpel nicht mehr caudal von den Derivaten des 2. und 3. Kiemenbogens, sondern dorsal vom Thyreoid liegt, erklärt sich aus den Lageänderungen, welche den Kehlkopf im Laufe der Phylogenese getroffen und den Epiglottisknorpel auf die Dorsalseite der Thyreoidcopula, sowie letztere zur Überlagerung der Copula des Hyoids gegeführt haben. Die Existenz einer phylogenetisch alten Epiglottisfalte ist das Hauptmoment für die Erhaltung eines Teiles des 4. Kiemenbogens und seiner Assimilierung seitens des Kehlkopfes. Daraus erklärt sich der Verlust des ursprünglichen Muskelreichtums. Die einseitige Beanspruchung des Knorpels als Stütze einer Schleimhautfalte lösen ihn aus seinen Beziehungen zu den übrigen Teilen des Visceralskeletes. Entwicklungsgeschichtlich wird zwar der Epiglottisknorpel bei den Monotremen nicht in einem Kiemenbogen angelegt. Dies Geschick teilt der Knorpel mit dem ihm zugehörigen Arterienbogen (Pulmonalisbogen), den niemand deswegen anders beurteilen wird, als die vorhergehenden Gefäßbogen. Alle Erwägungen müssen daher der Gegenbaurschen Ableitung das höchste Maß von Wahrscheinlichkeit zusprechen.

J. Schaffer (24) sprach sich 1907 mit guten Gründen gegen die Theorie vom branchiogenen Ursprung des Epiglottisknorpels aus.

Dieser wird bei keinem Tiere wie ein typischer Skeletknorpel hyalin angelegt. Man kann die Tatsache nicht einfach durch die Behauptung aus dem Wege räumen, der elastische Charakter des Knorpels sei nebensächlich und habe sich aus dem hyalinen Zustande entwickelt. Der Epiglottisknorpel tritt

viel später auf, als alle phylogenetisch altvererbten Hyalinknorpel der Nachbarschaft. Bei gewissen Tieren wird das Knorpelgewebe der Epiglottis geraume Zeit nach der Geburt erkennbar. Oft auch wird der Epiglottisknorpel in geringerer oder größerer Ausdehnung von einem großmaschigen Gewebe ersetzt. In dem ontogenetisch späten Auftreten des Epiglottisknorpels und seiner Substitutionsfähigkeit durch niedriger stehende Stützsubstanzen sieht Schaffer die unverkennbaren Merkmale sekundärer Verknorpelung von derselben Stufe, wie Herzknorpel, Scleraknorpel, Lidknorpel; daher ist seine Abstammung vom primitiven Skelet nicht nachzuweisen. Er ist eine Neuerwerbung, welche örtlich funktionellen Bedürfnissen ihr Entstehen verdankt. Ferner zeigt der Epiglottisknorpel besonders in seiner ersten Anlage innige Beziehungen zum Schildknorpel, sowie zur Schleimhaut der Epiglottis, besonders in seinem späteren Vorwachsen. Daher kann man den Epiglottisknorpel nicht von einem Kiemenbogenpaare ableiten, sondern muß ihn als sekundären Knorpelherd auffassen, der teils vom Schildknorpel ausgeht, teils selbständig in der Schleimhaut weiterwachsen kann. Als Bildungsgrund erscheint ihm das Bedürfnis der glossopharyngealen Schleimhautfalte, eine feste Stütze für die neugewonnene Funktion zu erhalten.

C. Embryologische Studien.

E. Kallius (19) hat 1897 entwicklungsgeschichtliche Studien an menschlichen Embryonen benutzt, um zu dem Problem Stellung zu nehmen. Er fand den Kehlkopfeingang bei kleinen Embryonen caudal unterhalb der letzten (vierten) Schlundtasche, flankiert von den symmetrischen Arytaenoid-Wülsten, welche das Vorderdarmrohr seitlich zusammendrücken. Weil diese Wülste gleich den übrigen bekannten Schlundbogen an der lateralen Wand des Vorderdarmes liegen, vermutet Kallius eine gewisse Beziehung zum Kiemenapparate. Obgleich keine entsprechenden äußeren Hervorwölbungen in der Halsgegend vorhanden sind und die Abgrenzung der Arytaenoidwülste nicht durch die entsprechenden Schlundtaschen geschieht, möchte sie Kallius doch als ein rudimentäres 5. Paar von Schlundbogen deuten, welche nur einen Eindruck an der lateralen Wand des Vorderdarmes gemacht haben, zumal Kohlbrugge den Ventriculus laryngis Morgagnii für eine Kiementasche angesprochen hatte. Später wachsen die Arytaenoid-Wülste aufeinander zu und verkleben. Sie dehnen sich auch gegen die Vorderwand aus und gewinnen eine Verbindung mit den dort befindlichen Zungengrundwülsten. Die Epithelverklebung schließt den Kehlkopf nicht vollständig; zwischen Rachen und Trachea bleibt eine nie schwindende Kommunikation bestehen. Zu einer gewissen Zeit erstreckt sich der Zungengrund vom Foramen coecum bis zum Aditus laryngis, d. h. bis zum engen Spalt zwischen den mächtigen Arytaenoid-Wülsten (Cristae terminales His). Später ergibt sich eine quere Falte, die Anlage der Epiglottis (Furcula His). Bei einem menschlichen Embryo (28—29d) sind die vorher ziemlich flachen Arytaenoid-Wülste cranial bis zur Höhe der 3. Schlundtasche vorgewölbt. Auf dem freien Rande der Wülste sitzen je zwei kleinere, durch eine seitliche Furche getrennte Erhabenheiten, welche dem Tuberculum cuneïforme Wrisbergii und dem Tuberculum corniculatum Santorini entsprechen. Die gegen den Zungengrund durch eine quere Falte abgegrenzte Epiglottis zeigt einen mittleren, etwas vorgewölbten, mit den Arytaenoid-Wülsten verbundenen Teil und große, teilweise den Aditus laryngis umfassende Plicae epiglotticae laterales.

Bei Embryonen von 39—42d gleicht der Eingang des Kehlkopfes einer T-förmigen Spalte. Die Epiglottis ist über den Zungengrund hinübergewachsen und dorsal geneigt. Der in jungen Stadien zwischen Epiglottis und Arytaenoid-Wülsten vorhandene, einer dreiseitigen Pyramide ähnliche Raum wird nicht durch Anlegen jener Wülste, sondern durch Neigung des Kehldeckels in einen frontal gestellten Spalt umgewandelt. Der skelethaltige mediane Teil der Epiglottis geht in die Plicae ary-epiglotticae über, der skeletlose Teil zeigt deutlich die Form der Plicae epiglotticae laterales.

Das wichtigste Ereignis in der Bildung des embryonalen Kehlkopfes ist die Eröffnung des Aditus laryngis. Das ganze Lumen wird durch Lösung der Epithelverklebung in der 10.—11. Woche freigegeben. Um die gleiche Zeit erscheinen die Stimmbänder. Der bisher spaltförmige Aditus laryngis von T-Gestalt bildet sich zu dem weit klaffenden Eingang des erwachsenen Organes um. Die dicken Arytaenoid-Wülste verkleinern sich und entfernen sich von der Epiglottis. Die Plicae epiglotticae laterales sind gegen die 9. und 10. Woche nur noch im Gebiete des freien Teiles des Kehldeckels zu sehen. Zu beiden Seiten des skeletlosen Teiles der Epiglottis zieht eine Falte der seitlichen Rachenwand herab, die an der Tonsillengegend entspringt, mit dem skeletlosen Teile einen spitzen Winkel bildet und dort endet. Wenn der Kehlkopf gegen Ende der Fötalperiode herabsteigt, muß der spitze Winkel zwischen der seitlichen Pharynx-Falte und dem Seitenteil der Epiglottis allmählich stumpf werden. Der Scheitel des Winkels verschwindet und von der Tonsille zu der Spitze der Epiglottis zieht eine cranialwärts konkave Falte, die sich aus zwei Falten zusammengesetzt hat (Plicae pharyngo-epiglotticae). Die 5. Bogen bestehen als Arytaenoid-Wülste. In der Mitte des 4. Monates geht die Ausstülpung des Ventriculus vor sich.

Kallius erörterte die Beziehungen der ontogenetischen Bildung der Kehlkopfknorpel zu ihrer phylogenetischen Abstammung: Das kleine Zungenbeinhorn (2. Visceralbogen) stellt in der Ontogenie einen sehr mächtigen Visceralknorpel dar. Der 3. Visceralbogen bildet die Anlage des großen Zungenbeinhornes.

Der 4. und 5. Visceralbogen sollen für die Cartil. thyreoidea verwendet werden. Das konstante Vorkommen des Foramen thyreoideum ist als Zeichen für eine Verschmelzung aus zwei Teilen aufzufassen. Die beiden gesondert am cranialen und caudalen Rande auftretenden Knorpelkerne sind die verschmelzenden Teile, das unpaare, zwischen beiden Bogen erscheinende Knorpelstück muß man als Copula ansehen. Für diese fünf Knorpelpaare sind beim Menschen fünf Schlundbogen nachgewiesen. Nach Gegenbaur aber soll der Epiglottisknorpel aus dem 6. Visceralbogen stammen. Weder die Anlage und primitive Gestalt des Knorpels sprechen dafür, ebensowenig konnte eine paarige Anlage gefunden werden. Die Anlage der Epiglottis zeigt beim Menschen einen skelethaltigen und skeletlosen Teil. Letzterer (Plica epiglottica lateralis) umfaßt in einer früheren Periode teilweise den Aditus laryngis, später wird er in die Plicae pharyngo-epiglotticae eingezogen. Kallius konnte auch einen Zusammenhang der Epiglottisanlage mit der Cart. cuneiformis nachweisen. Der Ringknorpel zeigt bei einem menschlichen Embryo (36—37d) eine vielleicht der Cart. later. entsprechende paarige Anlage, deren ventrale Teile zuerst verschmelzen. In der äußeren Form und im Wachstum lassen sich Ähnlichkeiten mit niederen Tieren erkennen. Die enorme Ausdehnung der Arytaenoid-Wülste auf den frühesten Stadien des menschlichen Larynx erinnert an die Verhältnisse der entsprechenden Teile bei Amphibien. Sehr gut war in der Ontogenie

das craniale Verwachsen der Arytaeonid-Wülste zu verfolgen, wobei diese Teile der 5. Visceralbogen fast in die Gegend der 2. Kiementasche verschoben werden. Das ist mit der von GEGENBAUR festgestellten Verschiebung des Larynx zum Hyoidkomplex in Parallele zu setzen.

Zehn Jahre später beschrieb SOULIÉ (26) die Entwicklung des Kehlkopfes vom Menschen und Maulwurf.

Bei Maulwurfsembryonen (3 mm) tritt eine Ausstülpung der vorderen Wand des Kopfdarmes auf, seitlich begrenzt von den Arytaenoid-Wülsten, welche nicht, wie KALLIUS meinte, aus dem Material des 5. Bogens entstehen; denn sie erscheinen eher und entwickeln sich in derselben Zeit wie der 5. Kiemenbogen.

Die Epiglottis tritt als ein transversaler halbmondförmiger Wulst am oberen Ende der Kehlgrube auf. Ihre Zipfel vereinigen sich mit den vorderen Enden der 4. Kiemenbogen.

Bei Stadien von 3—6 mm ist die primitive Epiglottis deutlich durch eine mediane Furche in symmetrische Hälften geteilt. Dann verzögert sich ihre Ausbildung besonders mit den Arytaenoid-Wülsten, deren Spitzen immer höher sind als die der Epiglottis. Mit dem Stadium von 20 mm an ist die definitive Form der Epiglottis und der Anlage ihrer knorpeligen Stütze erreicht. Die Arytaenoide stammen von den Wülsten zu beiden Seiten der ersten Anlage. Bei den Embryonen von 4,5 mm nehmen sie sichtlich an Volumen zu und wachsen bis zur Höhe der Epiglottisspitze empor. Bis dahin konnte man an jedem Arytaenoid-Wulste ein oberes Höckerchen wahrnehmen. Bei 12 mm-Embryonen haben sie und die Kehlritze ihre Richtung und Lage geändert und schauen nach unten und vorwärts. An Stelle der Arytaenoidhöckerchen ist ein neuer Vorsprung, das Tuberculum corniculatum Santorini, getreten. Bald entfaltet sich die Epiglottis schneller als die Santorinischen Höcker, während zu gleicher Zeit die Kehlritze sich vergrößert und der Kehlkopf sich erweitert. Bei Embryonen von 25 mm überragt die Epiglottis den hinteren Rand des Kehleinganges. Der kleine Ausschnitt des letzteren schwindet bald mit der Ausbildung des Santorinischen Knorpels. Bei Embryonen über 10 mm erhebt sich der Kehlkopf in den Nasopharynx. Bei Embryonen von 17—18 mm liegt der Larynx hinter dem Gaumensegel und nahe den Schlundmandeln. Vom 20 mm-Stadium an verbreitert sich die Larynxöffnung und ist vorn durch die Epiglottis, hinten durch die Tubercula cuneiformia begrenzt.

II. Schloßhügel der Säugetiere.

(Epiglottinx Mammalium.)

A. Atemstellung des Schloßhügels.

Der Bezirk des Rachenbodens um den Eingang in die Luftröhre ist gegen die ganze Umgebung durch seine eigenartige Form ausgezeichnet und verdient einen besonderen Namen. Ich will dafür den Ausdruck »Schloßhügel« oder Epiglottinx vorschlagen. Wenngleich er sich bei der Section nicht so auffällig erhebt, ist der Rachenboden doch ohne Zweifel in das Lumen des Rachens vorgewölbt, so daß ein verhältnismäßig langgestreckter Hügel (Taf. XVIII,

Fig. 1, 8) entsteht. Sein dicht vor dem Eingange in die Speiseröhre liegender caudaler Teil, das Ringfeld (*rf*), erscheint in den meisten Fällen wie eine niedrige, walzenförmige Krümmung des Rachenbodens. Der vordere Teil des Schloßhügels aber erhält durch die Öffnung des eigentlichen »Eingangs in den Kehlkopf«, den ich statt des umständlichen Ausdruckes: »Aditus laryngis« kurz »Kehltor« nennen will, ein besonderes Gepräge; denn er gleicht infolge der hier befindlichen großen Eingangspforte des Luftweges einem weiten, aus dem Rachenboden mehr oder weniger hoch vorspringenden Krater, dessen dünne Ringwand wie ein löffelförmiger Kragen das Kehltor umschließt (Taf. XVIII, Fig. 6). Es empfiehlt sich, die Ringwand des Schloßhügels mit dem Namen »Schloßwall« (*sw*) zu bezeichnen. Die Form desselben ist in den einzelnen Ordnungen sehr verschieden. Von oben betrachtet gleicht der freie ∩-förmige Rand des Schloßwalles dem Umrisse eines Löffels oder einer Schaufel (Fig. 7,1). Die größere orale Hälfte des Kehltores wird von dem rundlichen oder spitzbogigen Rande des Schloßwalles umfaßt; caudal ist das Kehltor gewöhnlich viel schmäler und von zwei nahestehenden, durch die Gießbeckenknorpel gestützten beweglichen »Schloßhöckern« (*sh*) flankiert. Manchmal springen letztere stärker in das Kehltor herein und zerlegen seine weite Öffnung in einen mittleren und zwei seitliche Teile (Taf. XVIII, Fig. 8). Der Rand des Schloßwalles erhebt sich bei den einzelnen Arten zu verschiedener Höhe; meist wird der linguale Medianbezirk (*ep*) stärker ausgezogen, so daß er einen deutlichen zungenartigen Vorsprung darstellt, welcher dem weichen Gaumen dicht anliegt und als »Epiglottis« längst bekannt ist. Die seitlichen Bezirke des Wallrandes, bisher mit dem Namen Plicae aryepiglotticae oder Plicae epiglotticae laterales bezeichnet, bleiben im allgemeinen niedrig, so daß die Schloßhöcker (*sh*) höher aufragen. Manchmal (*Sus domesticus* Taf. XVIII, Fig. 10) fällt der Wallrand von der Höhe der Epiglottisspitze schräg ab und erreicht hinter den Schloßhöckern die Medianebene. In anderen Fällen (*Ovis*, *Bos*, Taf. XVIII, Fig. 7, 8) endet der Schloßwall in einem tieferen Niveau unter dem freien Gipfel der Schloßhöcker, indem er mehr oder weniger median gegen die seitliche Wand der letzteren biegt oder parallel mit denselben verstreicht. Wieder bei anderen Arten (*Canis familiaris*, Taf. XVIII, Fig. 1) dringt der Schloßwall schon früher gegen die Mediane zu und endet an der oralen Fläche der Schloßhöcker; der freie Rand des Schloßwalles gleicht in diesem Falle dem Umrisse einer Schaufel.

Das Aussehen des Kehltores ist in der Literatur vielfach ge-

schildert. Zahlreiche Abbildungen haben MAYER[1], später GEGENBAUR[2] und GÖPPERT[3] veröffentlicht, an denen der Leser rasch die Verhältnisse kennen lernen kann, wenn ihm natürliche Präparate nicht zur Hand sind. Aus der guten Schilderung GÖPPERTS gebe ich untenstehend einen gedrängten Auszug[4].

---

[1] MAYER (21) gibt die Ansicht des Kehltores von:

Simia Troglodytes,	Taf. 62,	Fig. 4
- *Saturus*	- 63,	- 7
- *Satanas*	- 65,	- 19
Hydrochoerus	- 68,	- 41
Cavia Paca	- 68,	- 42
Castor fiber	- 69,	- 47
Lepus timidus	- 69,	- 50
Felis Leo	- 74,	- 68
Phoca vitulina	- 75,	- 76
Capra hircus	- 77,	- 81
Tapirus americanus	- 82,	- 97
Delphinus phocaena	- 83,	- 100, 101

[2] Die Figuren GEGENBAURS sind in der historischen Übersicht, Seite 16, 17 abgedruckt.

[3] GÖPPERT (11) führt folgende Figuren an:

Stenops gracilis	Seite 553,	Fig. 20
Lepus cuniculus	- 554,	- 21
Canis familiaris	- 555,	- 22
Ornithorhynchus	Taf. XVII,	- 1
Echidna	- XVII,	- 2, 3.

[4] Bei den Monotremen bildet die Basis der frontal gestellten Epiglottis den vorderen Abschnitt des spaltenförmigen Kehlkopfeinganges; die seitliche Abgrenzung geben zwei einander parallel ziehende Plicae aryepiglotticae, in welche die Spitzen der Arytaenoide hineinragen. Bei *Ornithorhynchus* dringt der orale Rand des Musculus thyreo-crico-arytaenoideus bis in den Rand der Falte vor; bei *Echidna* bleibt er etwas entfernt. Dorsal kommt an die Umgrenzung des Einganges das Procricoid dicht heran. Die vorderen Ansatzstellen der beiden Pl. aryepiglotticae grenzen von der Epiglottis einen medianen Teil ab, jederseits davon zieht sich der Rand der Epiglottis in eine niedrige Falte Pars lateralis s. Plica epiglottidis aus, welche eine Strecke weit seitlich am Kehlkopfeingange läuft, bei *Echidna* gerade nur in erster Andeutung vorhanden, bei *Ornithorhynchus* bedeutend stärker ausgeprägt ist.

Auch bei den übrigen Säugern bilden Epiglottis und Plicae aryepiglotticae die unmittelbare Nachbarschaft des Aditus laryngis. Besser als bei den Monotremen schmiegt sich die Epiglottis dem Kehlkopfeingange an, den sie mehr bogenartig von vorn umfaßt. Aber nur der mittlere Teil der Epiglottis zwischen den beiden Insertionen der aryepiglottischen Falten beteiligt sich direkt an der Begrenzung des Aditus laryngis. Vielfach sind von der Basis des Epiglottisknorpels knorpelige Stützen in die Epiglottis vorgeschoben (Insectivoren, Muriden, Arvicoliden, Prosimier, Primaten). Die vorderen Ansatzstellen der aryepiglottischen Falten können unter Verbreiterung des zwischen

Das Kehltor ist die Eingangspforte in den Kehlvorhof (Vestibulum laryngis). Vom Wallrande steigt die entodermale Schleim-

---

ihnen liegenden Teiles der Epiglottis mehr oder weniger weit auseinanderrücken. Die Partes laterales epiglottidis bilden neben den Plicae aryepiglotticae einen seitlichen Schutz des Aditus laryngis. Meist laufen sie parallel den Plicae aryepiglotticae an der Seite der Arytaenoide allmählich aus.

Manchmal (Marsupialier, Leporiden, Muriden, Arvicoliden, Lemuren) sind sie erhöht und erreichen sogar die Spitzen der hoch emporragenden Arytaenoide, so daß der Kehlkopfeingang ein mehr oder minder langes, durch die Epiglottis gebildetes Ansatzrohr erhält, das in das Cavum pharyngonasale hineinragt. Die Pl. aryepiglotticae haben hier zwar an Bedeutung verloren, sind aber im Innern des Epiglottisrohres stets nachzuweisen, freilich oft niedriger als in den Fällen, in denen der Anschluß der Epiglottis an den Aditus laryngis weniger innig ist. Bei einem Embryo von *Mus musculus* sind die Seitenteile der Epiglottis noch ganz niedrige Falten, die von den Plicae aryepiglotticae überragt werden.

In einer anderen Reihe von Formen werden die Seitenteile der Epiglottis ganz oder fast völlig zurückgebildet, also erhält sich nur der mittlere Abschnitt der Epiglottis zwischen den vorderen Enden der Plicae aryepiglotticae. Die Rückbildung der seitlichen Teile hängt vielfach mit der stärkeren Ausbildung der aryepiglottischen Falten und der Cartilagines Wrisbergii zusammen. Diese bilden dann in Gemeinschaft mit dem Arcus palatopharyngeus den seitlichen Schutz des Aditus laryngis (Caniden, Ursiden). Da die Seitenteile der Epiglottis bei jungen Hunden, Embryonen vom Igel und *Talpa* gut ausgebildet sind, handelt es sich um eine Verkümmerung früher vorhandener Seitenteile der Epiglottisfalte. Auch in der Primatenreihe gehen die Seitenteile der Epiglottis verloren. Bei Prosimiern, Arctopitheci, Platyrrhinen sind sie noch vorhanden, bei den Catarrhinen (die Anthropoiden ausgenommen) kommen sie in sehr reducierter Form vor. Dem Menschen fehlen sie völlig. Seinen Kehlkopfeingang umrahmen nur die Plicae aryepiglotticae und der mediane Teil der Epiglottis; doch fand Kallius bei jungen menschlichen Föten drei Epiglottisabschnitte: den mittleren Teil, der später den Epiglottisknorpel beherbergt und die Ansätze der Plicae aryepiglotticae trägt, sowie zwei seitliche Teile, die den Kehlkopfeingang nach außen von den Pl. aryepiglotticae umrahmen. Der embryonale Kehlkopfeingang des Menschen besitzt also die gleichen Verhältnisse, wie der von niederen Formen.

Gegenbaur hat 1892 die Plicae aryepiglotticae als die dem Kehlkopf vollkommen angeschlossenen, zum Arytaenoid gelangenden Seitenteile der Epiglottis beurteilt und die Falten, welche den menschlichen Kehlkopfeingang seitlich begrenzen, als gleichwertig angesehen. Göppert aber meint, die seitlichen Epiglottisteile seien beim Menschen verloren gegangen und die Pl. aryepiglotticae des Menschen seien den Falten gleichwertig, welche bei Monotremen vom Arytaenoid gegen die Epiglottisbasis ziehen. Daher beschränkt er den Namen: Plicae aryepiglotticae auf diese Falten und unterscheidet davon die Seitenteile der Epiglottis, auch wenn sie (Lemuren) das Arytaenoid erreichen. Ich habe versucht, den Zwiespalt in der Nomenklatur durch den neuen Begriff: Schloßwall endgültig zu beseitigen. Er soll den gesamten Rand des Kehltores umfassen ohne phylogenetischen Entscheid, ob der orale Abschnitt ursprünglich fremd war.

haut in die Tiefe (lateral steil, oral etwas sanfter abfallend) und formiert die Wand des Vorhofes, der im einzelnen Falle je nach der Leichenstellung der ganzen Rachengegend geräumig oder eng erscheint. (Taf. XIX, Fig. 17—19, 23—25, 28, 29, 32, 33.) Der Vorhof besitzt ein verhältnismäßig schmales Lumen; seine Wand, bezw. der Ausguß seiner Lichtung gleicht ungefähr der Schnaube einer Kanne. Der Boden des Vorhofes ist rundlich gekrümmt, wie eine Rinne. Die Schloßhöcker reichen ebenfalls ventral in die Tiefe und begrenzen die Pforte (Stimmritze) des eigentlichen, außerhalb der Rachenhöhle liegenden, vom Ringknorpel umfaßten Kehlraumes (*kr*). Der Vorhof bildet gerade vor der Stimmritze eine laterale Seitenkammer, den »Morgagnischen Ventrikel« (Taf. XIX, Fig. 23). Der orale Rand des Einganges in die Morgagnische Tasche wird »falsches Stimmband«, der caudale Rand »wahres Stimmband» genannt.

Die Schloßhöcker sind vertikal, aber niemals sagittal zu bedeutender Ansdehnung entwickelt. Infolgedessen ist der median zwischen ihnen liegende Teil des Kehltores sagittal sehr kurz und hat außerdem die Neigung, oral mehr zu klaffen, so daß er von der Dorsalseite her betrachtet eine lanzettförmige Gestalt besitzt (Taf. XVIII, Fig. 1, 7).

Der unter dem Schloßhügel befindliche Kehlraum ist einem hochovalen Rohre zu vergleichen, dessen Lumen vorn stärker als hinten zusammengedrückt ist und cranialwärts durch die Glottis in den Vorhof einmündet (Taf. XIX, Fig. 20, 26, 30). Von der Luftröhre aus betrachtet, erscheint der Umriß der Glottis als ein längsovaler Spalt, der eine mittlere Erweiterung zwischen den Stimmbändern besitzt, während dorsal und ventral je eine schmale Rundung auftritt. Da sich im Relief der Wand keine Besonderheiten ergeben, so betrachte ich den hinteren Rand des Ringknorpels, bezw. den vorderen Rand des ersten Luftröhrenringes als die caudale Grenze des Kehlraumes.

Außer der Oberflächenplastik muß die Lage des Schloßhügels genau festgestellt werden. Bisher ist niemand dieser Aufgabe nahegetreten; man hat sich vielmehr alle Erwägungen über das wichtige Problem durch die Bestimmung abgeschnitten, daß die Eigenschaften des tierischen Kehlkopfes in der Stellung beschrieben werden, welche der menschliche Kehlkopf einnimmt. So hat es vor 70 Jahren Henle gemacht und E. Göppert (9, S. 72) hat noch kürzlich die gleiche Methode gut geheißen:

»Bei den folgenden Beschreibungen denken wir uns stets den Kehlkopf in der Stellung, die er im aufrechtstehenden Menschen annimmt, und unterscheiden in diesem Sinne ein oben (oral) und unten (aboral), ein hinten (dorsal) und vorn (ventral).«

Auf diese Weise wird aber der objektive Vergleich sehr erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht; denn die Stellung des ganzen Körpers und speziell des Kopfes wechselt, wie jedermann weiß, unter den Säugern auf sehr mannigfache Art; dies muß sich auch in der Lage und Neigung des Kehlkopfes aussprechen. Man braucht nur etliche Längsschnitte durch Säugerköpfe zu führen, um einzusehen, daß die Stellung des Schloßhügels im menschlichen Rachen kein Prototyp für die Regel bei anderen Säugerarten ist. Freilich ahnt der Untersucher die Verschiedenheit nicht, solange er den Kehlhügel ganz herausschneidet.

Neue Schwierigkeiten bereitet die stark gewölbte Oberfläche des Schloßhügels, weil man anfangs zweifelt, an welchen festen Punkten sie gemessen werden soll. Der gekrümmte Verlauf des Rachendarmes macht es recht schwer, ein Niveau oder eine Achse zu finden, auf welche Lage und Krümmung des Schloßhügels bei verschiedenen Arten vergleichend bezogen werden können Mir scheint, daß sich vorderhand, bis bessere Einsicht gewonnen ist, die Richtung der parallel nebeneinander laufenden Speise- und Luftröhre in der Halsgegend als ein zweckentsprechender Anhalt erweist; denn Ösophagus und Trachea ziehen nicht nur einander parallel, sondern auch in gleicher Richtung mit der Wirbelsäule (bezw. dem Rückenmark und der Chorda dorsalis bei Embryonen). Da also am Hals fünf Organe durch gleichsinnigen Verlauf ausgezeichnet sind, so glaube ich, die parallele Richtung derselben nicht nur für ein wichtiges topographisches Charakteristikum der Halsregion selbst ansprechen, sondern auch als Hilfsmittel zur morphologischen Beurteilung des Schloßhügels wählen zu dürfen. Wenn ich die Längsachse der Speiseröhre, bezw. der Wirbelsäule als Grundlage für den Vergleich nehme, so bediene ich mich einer Beziehung, welche wichtige Teile der Halsregion beherrscht, freilich durch die Stellung des Halses am lebenden Tiere modifiziert wird, aber doch nicht so zufällig ist, wie die bisherige Betrachtungsweise, nach welcher die Achse des Schlundes für alle Tiere nahezu vertikal gedacht werden mußte. Ich hoffe dadurch einen Maßstab zu gewinnen, der zur Beurteilung sämtlicher Befunde bei Säugern dienen kann, deren größere Mehrzahl den Hals mehr oder weniger horizontal.

d. h. parallel dem Erdboden gerichtet hält und nicht vertikal, wie der Mensch. (Taf. XVIII, Fig. 14, 14*a*, 15.)

Ich wähle nun den Eingang der Speiseröhre als festen Punkt für die Betrachtung des Schloßhügels und verlängere in Gedanken die Achse der Speiseröhre in einen idealen neben dem Laryngopharynx ziehenden Strahl, von welchem aus Ordinaten gegen die gekrümmte Oberfläche des Schloßhügels gezogen werden können. An denselben erkennt man ohne weiteres, daß der Schloßhügel ungefähr wie ein Kugelquadrant in die Rachenhöhle hineinspringt und sich in ein ziemlich tiefes Niveau unterhalb des Speiseröhreneinganges hinabsenkt. Am meisten geneigt ist der caudale Bezirk des Schloßhügels hinter den Schloßhöckern (Fig. 15). Durch den vorspringenden Epiglottisrand des Schloßwalles wird die schräge Stellung des Vorderteiles zwar etwas undeutlich, aber man erkennt sie sofort, wenn man die Gegend vor dem Epiglottiswalle, die Grube des Sinus glossoepiglotticus ins Auge faßt, welche den vorderen Abschnitt des Schloßwalles tief unterschneidet. (Taf. XVIII. Fig. 15.)

Nachdem Form wie Lage des Schloßhügels aufgeklärt ist, muß die Natur des Rachens berührt werden. Ich darf mich hier kurz fassen, weil A. Kriegbaum (20) im hiesigen zoologischen Institute die besonderen Eigenschaften des Rachens vor wenigen Monaten zusammengestellt hat. Er zeigte durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, daß am entodermalen Rachen der Säuger zwei Abschnitte, Propharynx und Laryngopharynx (Taf. XVIII, Fig. 14, 14*a*, 15) unterschieden werden müssen. Der Propharynx gliedert sich durch Verwachsen der Rachenbrücken in den dorsalen Tubopharynx und den ventralen Glossopharynx, während der Laryngopharynx ungeteilt bleibt und in anderer Weise durch die Ausbildung des Schloßhügels modifiziert wird. Von ihm ziehen demnach zwei Rachengänge oral: entweder in die Lichtung der Mundhöhle oder in die abgetrennte Gaumenrinne derselben (Ductus choanostomalis). Dadurch sind für Speise und Atemluft gesonderte Bahnen geschaffen, welche sich im Laryngopharynx notwendig kreuzen müssen, weil Trachea und Speiseröhre in der Hals- und Brustgegend gerade umgekehrt liegen, wie ihre Zufuhrgänge in der Kopfregion. Außerdem fällt die Achsenrichtung der Trachea und des Ösophagus gar nicht mit den Achsen der Mundhöhle und des Ductus choanostomalis, bezw. des Glossopharynx und Tubopharynx zusammen, sondern bildet mit denselben einen mehr oder weniger stumpfen Winkel.

Der zwischen die beiden verschieden gerichteten Abschnitte der Luft-Speisewege eingeschaltete Laryngopharynx (Taf. XVIII, Fig. 15, *lp*) stellt darum einen mehr oder weniger gekrümmten Abschnitt des Vorderdarmes dar, um den Übergang aus der Kopfbahn in die Halsbahn beider Straßen zu bewirken. Die Vermittelung bezieht sich auf die vier Endpunkte des Luft- und Speiseweges, welche einander kreuzweise gegenüber liegen und durch die Höhle des Laryngopharynx unterbrochen werden, so daß die Gefahr eines abirrenden Bissens verhütet werden muß. Da der Luftweg andauernd benutzt wird, ist der Schloßhügel für den größten Teil des Lebens so eingerichtet, daß sein Kehltor weit offen steht und sein Epiglottisteil dem weichen Gaumen d. i. dem Ausgange des Tubopharynx innig anliegt. So gelangt der in- und exspiratorische Luftstrom ungehemmt aus der Nasenhöhle zur Lunge und umgekehrt.

Anders verhält sich der Speiseweg. Er ist gewöhnlich im Laryngopharynx durch den geöffneten Schloßhügel unterbrochen. Der Ausgang des Glossopharynx in den Laryngopharynx und der Eingang in die Speiseröhre sind räumlich voneinander entfernt; außerdem liegen sie in ganz verschiedenem Niveau (Taf. XVIII, Fig. 15). Wenn man von der Speiseröhre aus in den Laryngopharynx hinausschaut, so läuft das Dach gekrümmt bis zum Ausgange des Tubopharynx; der Ausgang des Glossopharynx steht viel tiefer unter dem Rande des weichen Gaumens. Es muß also, da die Speiseröhre der meisten Säuger ziemlich horizontal zieht, der Bissen vom Glossopharynx gegen den Ösophagus d. h. näher an die Wirbelsäule gehoben werden. So versteht man auch, warum der zwischen beide Pforten eingeschobene Schloßhügel gekrümmt ist; er bildet ja den Weg, auf welchem die Speisebissen aus dem tieferen Glossopharynx zum Ösophagus aufsteigen. Der Boden des Laryngopharynx zieht also nicht eben, sondern geneigt und gewölbt. Die Betrachtung der Schnittserien durch den Rachen (Taf. XIX, Fig. 16—35) könnte zur Täuschung verführen, als ob der Rachenboden gerade fortlaufe; denn beim Durchschieben der Schnitte durch das Gesichtsfeld des Mikroskopes mangelt, wenn keine Definierebene angebracht ist, der Maßstab, die Veränderungen des Niveaus zu bestimmen. Erst durch das Studium der Längsschnitte überzeugt man sich von dem gekrümmten Verlaufe der zwischen Glossopharynx und Ösophagus eingeschobenen Kreuzungskammer. Über die Vorgänge beim Passieren eines Bissens durch den Laryngopharynx werde ich später berichten.

Dem eben geschilderten Relief der ventralen Rachenwand sind

knorpelige, zum Teil verknöchernde Stützen zugeordnet, welche der Zwischenstation des Luftweges Halt und Bewegungssicherheit verleihen. Seitdem GALENUS die hier vorkommenden Stücke unter dem Namen Cartilago thyreoidea, cricoidea und arytaenoidea bekannt gemacht hat, ist die anatomische Zusammengehörigkeit derselben nie bezweifelt worden, bis DUBOIS 1888 die Einteilung änderte und die neue Behauptung aufstellte, der Schildknorpel gehöre nicht dem Skelet der Luftwege an. Die Diskussion der letzten 20 Jahre hat ihm, wie mir scheint, vollkommen Recht gegeben, so daß man heutzutage nur Ring- und Gießbeckenknorpel als eigentliche Stücke des Kehlkopfskeletes ansprechen darf.

Der Ringkorpel (Cart. cricoidea) ist unzweifelhaft ein wirkliches Skeletstück des Luftweges und der erste Trachealknorpel, welchem wegen seiner besonderen Lage eine kräftigere Entfaltung zuteil wurde; denn er umfaßt als geschlossener Reif den eigentlichen Kehlraum und bildet die steife Grundlage des Schloßhügels, besonders des Ringfeldes (Taf. XVIII, Fig. 15); der Ringknorpel ist meist ringförmig geschlossen, dorsal etwas breiter entwickelt, als ventral. Seine starke Dorsalseite trägt je etwas lateral von der Mediane die beiden dreieckigen Gießbeckenknorpel (Cart. arytaenoideae), deren oraler Spitze die kleinen, ebenfalls dreieckigen Santorinischen Knorpel (Cart. Santorini) beigesellt sind. Die vier Stücke sind das steifende Skelet der Schloßhöcker und reichen auch an der lateralen Wand zur Seite der Glottis in die Tiefe. Um die Glottis zu schließen bezw. zu öffnen, inserieren an diesen Knorpeln zwei mächtige laterale Muskeln, die Mm. thyreoarytaenoidei, welche das Schließen bewirken, und die Mm. cricoarytaenoidei, welche als Antagonisten der ersten die Aryknorpel auseinanderziehen und so die Glottis zur Atemstellung öffnen.

Dicht vor den Santorinischen Knorpeln ist der seitlichen Wand des Schloßwalles je ein kleiner oraler Stützknorpel, Cart. WRISBERGI, eingebettet. Er kommt, wie GÖPPERT gezeigt hat, sehr vielen Säugern zu, ist besonders deutlich beim Hunde[1] entwickelt (vgl. Fig. 15) und verleiht bei diesem Tiere dem lateralen Teile des Schloßwalles ein charakteristisches Gepräge.

---

[1] E. KAIN (18) hält nach Beobachtungen am Hundekehlkopf Spannung des falschen Stimmbandes für die Hauptaufgabe des WRISBERGschen Knorpels, welcher hier gut entwickelt und dem Aryknorpel ähnlich gestaltet ist. Analog dem Processus vocalis dieses Knorpels findet sich auch an jenem ein Fortsatz in Form einer großen, nach unten und außen gekrümmten Platte, die vorn spitz

Dem Schloßwalle ist der gekrümmte Epiglottisknorpel (Cart. epiglottica) eingelagert (Taf. XIX, Fig. 16). Er enthält reichlich elastische Fasern, so daß diesem Teile des Schloßwalles zwar eine gewisse Festigkeit gegeben, jedoch nicht die Möglichkeit genommen ist, eine gewisse Elastizität und Biegsamkeit zu entfalten.

Der Schildknorpel (Cart. thyreoidea) ist kein eigentliches Skeletelement des Schloßhügels, wie die bisher genannten Stücke, sondern ein breit entwickelter Skeletteil der Rachengegend, welche bei den Säugern, jedenfalls wegen der häufigen Schluck- und Atembewegung, auffallend stark ausgebildet wird. Er umfaßt wie eine median geknickte Platte die ventrale Wand des Vorhofes (Taf. XIX, Fig. 19), liegt aber nur der medianen Rinne des Vorhofes ganz nahe, lateral entfernt er sich von der Kehlwand und steigt zur Seitenwand des Laryngopharynx auf, so daß sein Dorsalrand (Taf. XIX, Fig. 20) in der Wand des Laryngopharynx lateral von dessen winkeliger Knickung liegt, wo der Rachenboden in das Dach übergeht. Ohne zu der Frage Stellung zu nehmen, ob die Schildplatte auf die Kiemenbogen der Fische zurückzuführen sei, sehe ich in dem Umstande, daß ihr lateraler Rand der Rachenhöhle sehr dicht ansteht (Taf. XIX, Fig. 20, 24, 33), einen zwingenden Grund dafür, das Thyreoid als einen Skeletteil des Rachens (nicht des Kehlkopfes) aufzufassen, welcher eine enge funktionelle Beziehung zum Ringknorpel besitzt. Die längst bekannte Verbindung mit dem Zungenbein ist ein weiterer Grund. Der laterale Rand des Schildknorpels trägt oral einen kleinen Fortsatz, an welchem sich die caudalen Enden des sogenannten hinteren Zungenbeinhornes ansetzen. Das vordere Zungenbeinhorn umfaßt in Form eines langgestreckten Hufeisens oral vor dem Schildknorpel ebenfalls die Rachenwand, bezw. das Vestibulum laryngis, insofern als es dicht neben dem Schloßwalle dorsal aufsteigt und die Rachenwand stützt. Daher bilden die beiden Zungenbeinbogen gewissermaßen Skeletpforten, durch welche der Rachenkanal hindurchzieht.

Da der Schnürer des Rachens in der dorsalen Schlundwand (M. laryngopharyngeus; Constrictor pharyngeus beim Menschen) an der ganzen Länge des Schildknorpels entspringt und in einer

---

ausläuft und dem oberen Stimmband als Ansatz dient, gleichsam ein Processus vocalis superior.

Der WRISBERGsche Knorpel verbindet sich hinten und unten durch eine biegsame Knorpelbrücke mit dem Aryknorpel. Beim Hunde ist auch der obere Stimmbandmuskel kräftiger entwickelt als beim Menschen.

medianen Naht mit dem Partner der anderen Seite zusammenstößt, so wird dadurch weiter bewiesen, daß der Schildknorpel ein Teil des Rachenskeletes, nämlich des Zungenbeines ist und mit dem eigentlichen Gerüste des Kehlhügels nichts zu tun hat[1]. Die Schildplatte ist nur breit ausgebildet, um dem Kehlhügel als verschiebbare Grundlage zu dienen und die Bewegungen zu ermöglichen, welche für das Schlucken der fein gekauten Speisen notwendig sind.

Während ich die Abbildungen von C. Mayer, sowie einige frische Präparate betrachtete, kam ich durch die verschiedene Form des Zungenbeinapparates und des Schildknorpels auf den Gedanken, daß man nicht gezwungen sei, die Stücke des Zungenbeines in der gewohnten Weise der menschlichen Anatomie und das vordere und hintere Horn als gleichartige Bogen zu betrachten. Man kann statt der drei Bogen: vorderes und hinteres Zungenbeinhorn und Schildknorpel mit gleichem Rechte nur zwei Elemente unterscheiden und

[1] Von der Zusammengehörigkeit und der Formähnlichkeit des Schildknorpels mit dem Zungenbein überzeugt man sich, wenn man die Mühe eigener Präparation scheut, durch Betrachtung der schönen Figuren von C. Mayer (20).

Simia Troglodytes	Taf. 62,	Fig. 3
- *Sabaca*	- 63,	- 10
- -	- 63,	- 11, 12
- *Sphinx*	- 64,	- 13, 14
- *cynocephalus*	- 64,	- 16
- *capucina*	- 64,	- 17
Hapale Rosalia	- 66,	- 22
Ateles Paniscus	- 66,	- 24
Halmaturus giganteus	- 66,	- 27, 28
Phalangista lemuria	- 67,	- 31
Didelphys virginea	- 67,	- 32
Cavia paca	- 68,	- 43
Ursus ferox	- 71,	- 68
Gulo borealis	- 72,	- 59
Canis lupus	- 73,	- 64
Felis leo ♂	- 74,	- 69
Felis tigris ♂	- 74,	- 71
Hyaena striata	- 75,	- 72
Lutra vulgaris	- 75,	- 74
Phoca vitulina	- 75,	- 75
- -	- 75,	- 77
Ovis aries	- 76,	- 79
Equus caballus ♂	- 78,	- 86
Dicotyle torquatus	- 79,	- 89
Elephas asiaticus	- 81,	- 94
Tapirus americanus	- 82,	- 96

sie als ersten und zweiten Pharynxreifen bezeichnen. Wenn man das Zungenbein von vorn ansieht, so erkennt man ein Mittelstück und davon je zwei Fortsätze an der Seitenwand des Rachens gegen die Schädelbasis ziehen. Die Gestalt des Schildknorpels stimmt damit vollkommen überein. Seine breite Schildmasse kann als mächtiges Mittelstück aufgefaßt werden, von welchem je ein vorderes und hinteres, freilich meist sehr kurzes Horn ausgeht und sich ebenso in die seitliche und dorsale Rachenwand begibt, wie die Hörner des ersten Mittelstückes. Es herrscht nur der Unterschied, daß das erste Element des Rachens in allen seinen Stücken meist zierlicher gestaltet ist, als das zweite Element; daher ist das Mittelstück des ersten Pharynxreifens schmal und die Dorsalarme desselben sind lang und schmal. Am zweiten Reifen dagegen ist das Mittelstück meist sagittal sehr breit entfaltet, aber mit kurzen Dorsalarmen begabt. Die Ansätze der beiden Arme sind durch die große sagittale Breite des Schildknorpels weiter voneinander entfernt als am ersten Reifen. Ferner sind die Dorsalarme des ersten Reifens beweglich mit dem Mittelstücke verbunden, während am zweiten Reifen die Beweglichkeit nicht auftritt. Nach den Abbildungen von C. Mayer ist die eben betonte Auffassung am besten an den Rachenreifen von *Halmaturus giganteus*, *Myrmecophaga jubata*, *Gulo borealis*, *Felis tigris*, *Hyaena striata*, *Phoca vitulina*, *Ovis aries* zu erkennen. Das Rachenskelet der Säuger würde also generell durch zwei Skeletreifen repräsentiert, welche ungleich groß sind, da sie verschieden weite Abschnitte des Pharynx umspannen: der vordere Reif den größeren Raum, der von der Schädelbasis bis zum Sinus glossoepiglotticus reicht, der hintere Reif die Gegend des Kehlhügels, die wesentlich niedriger ist, weil sie zum Ausgange des Laryngopharynx leitet. Im Bereiche des vorderen Pharynxreifens liegen die Ausgangspforten des Glosso- und Tubopharynx, wo mehr Kontraktionen und Verschiebungen erfolgen; daher ist der vordere Reif in höherem Maße gegliedert und beweglich; der hintere Reif aber ist plump und breit, weil er eine stützende Basis für den Kehlhügel abgeben soll.

B. Die Schluckstellung des Schloßhügels.

Die Art und Weise, wie die Speisebissen aus der Mundhöhle in den Ösophagus gelangen, soll nun zur Erörterung kommen. Waldeyer und Gegenbaur haben die Ansicht ausgesprochen, daß die Epiglottis die mehr oder weniger fein gekauten Massen zwinge,

rechts und links auszuweichen und längs der Sinus pyriformes seitlich vom Kehlkopf in die Speiseröhre zu gleiten. Später hat Göppert (11) die gleiche Vorstellung vertreten. Er hält für erwiesen: daß bei der größten Mehrzahl auch der höheren Säuger der Speiseweg nicht über den Kehlkopf, sondern seitlich am Kehlkopf vorbeiführt, also die Sinus pyriformes benutzt. Ganz unzweifelhaft liegen die Dinge derart bei allen Tieren, die ihre Nahrung ausgiebig kauen; trotz längerer Dauer des Schluckaktes kann der Kehlkopf offen erhalten werden. Selbst großen Bissen bietet der rinnenartige Weg seitlich vom Larynx genügend Platz. Bei Insektenfressern bewirke jeder am Kehlkopf vorbeigehende Speiseballen rein mechanisch den festen Anschluß der Pharynxbogen an die Außenseite des Kehlkopfeinganges. Ähnlich sei es bei Rhinolophiden (Grosser) und Beutlern (Symington). Größere Bissen gehen unter Niederdrücken der Epiglottis über den Kehlkopfeingang hinweg (bei vielen, wenn auch nicht bei sämtlichen Carnivoren). Unter allen Umständen aber werde der paarige Speiseweg von der flüssigen Nahrung benutzt. Bei Anthropoiden und Menschen dienen Velum und Plicae palatopharyngeae nur dem Abschlusse des Cavum pharyngonasale nach unten beim Schlingakte, nicht mehr zur Sperrung des Kehlkopfeinganges.

Die Epiglottis der Säuger habe also den andringenden Ingesta Widerstand zu leisten und sie gemeinsam mit dem Gaumen zu zwingen, seitlich am Kehlkopf vorbeizugehen. Die Epiglottis werde schon sehr frühzeitig in der Vorfahrenreihe der Säuger aufgetreten, freilich sehr klein gewesen sein und den Kehlkopfeingang gedeckt haben. Durch die Verbindung zwischen Kehlkopf und Nasenhöhle wird der Luftweg gegen das Eindringen von Nahrungsteilen geschützt. Der Isthmus der Beutler und Placentalier umfaßt den Kehlkopf und zwingt den Luftstrom, seinen Weg durch die Nasenhöhle zu nehmen. Die spezielle Ausgestaltung dieses Anschlusses habe die Folge, daß die Verbindung zwischen Nasenhöhle und Kehlkopf beim Schluckakte wenigstens ursprünglich bestehen bleibe. Die Kaubewegungen des Unterkiefers und der Zunge können erfolgen, ohne daß der Abschluß des Kehlkopfeinganges gegen die Mundhöhle gelockert werde. Die verkleinerten Massen gehen beim Schlucken seitlich am Kehlkopfeingange vorbei und dürfen sogar längere Zeit zum Passieren des paarigen Speiseweges brauchen. Die Inspiration kann inzwischen vorgenommen werden, ohne daß der Luftweg von den Ingesta gefährdet werde.

Die eben berichtete Lehre von dem paarigen Schluckwege im Rachen ist nach meinem Ermessen einseitig auf Leichenbefunde gegründet, welche man mit Unrecht zur hypothetischen Rekonstruktion des Schluckvorganges verwertet hat. Auch die von Waldeyer angeführten Beobachtungen über das Trinken mancher Menschen, ohne zu schlucken, scheinen mir für das Verständnis des Schluckens bei den übrigen Säugern nicht förderlich zu sein, weil sich der Vorgang des Fressens und Schluckens hier ganz anders abspielt. Um Nahrung oder Trank aufzunehmen, senkt das Säugetier (es braucht nicht hoch gestellt sein) den Lippenmund gegen das am Boden liegende Futter und schluckt die mehr oder weniger gekauten Bissen auch in dieser Stellung. Für die Ergründung des

Speiseweges im Rachen kommen alle oben erwähnten topographischen Beziehungen in Betracht, vor allem die Tatsache, daß der Ausgang des Glossopharynx am fressenden Säugetier tiefer liegt, als der Eingang in die Speiseröhre und der Schloßhügel zwischen beiden gewölbt aufsteigt (Taf. XVIII, Fig. 15). Die Bissen, die von der Mundhöhle in den Rachen geworfen werden, würden daher, auch wenn sie neben der Epiglottis in die paarigen Speiserinnen ausweichen würden, bei der Bewegung gegen das höherliegende Speisetor seitlich über den Schloßwall dringen und in das Kehltor hineinfallen. Die Gefahr droht um so mehr, je größer das Volumen und je dünnflüssiger die Konsistenz des jeweilig geschluckten Bissens ist. Schon diese Erwägungen machen es mir unannehmbar, mit WALDEYER und GEGENBAUR den paarigen Speiseweg noch länger zu vertreten. Ebensowenig verträgt sich die Erfahrung, daß bei den Wiederkäuern die aus dem Pansen in die Mundhöhle zurückkehrenden Bissen den umgekehrten Weg einschlagen, mit der bisher der Epiglottis zugeschriebenen Rolle. Es ist sehr verwunderlich, daß gegen die Auffassung kein Widerspruch erhoben ward; denn wer den Schloßhügel einer frischen Leiche ausschneidet und die Frage prüft, ob der Eingangsrand wirklich so starr und einseitig mit dem Widerstande gegen die aus dem Glossopharynx eindringenden Kaumassen betraut sei, wird leicht feststellen, daß der ganze Schloßwall in viel höherem Grade biegsam und verschiebbar ist, als die Untersuchung alter Spiritus- und Formalinpräparate vermuten läßt.

Durch einen leisen Druck in der Sagittalachse des Schloßhügels gelingt es ohne weiteres, die Form des Kehltores zu verändern, nicht nur zu verengern, sondern zu schließen und sogar vollständig zum Verschwinden zu bringen, indem die Epiglottiswand sich innig an den stark gewölbten Abfall der Schloßhöcker anschmiegt. Das einfache Experiment widerlegt direkt die Ansicht, daß der Schloßwall ein starres Gebilde sei, und daß die Epiglottis sich gleich einem Deckel über das Kehltor lege. Davon kann gar keine Rede sein. Die Epiglottis ist überhaupt kein selbständiges Organ. Nur die Einlagerung ihres Stützknorpels hat Veranlassung gegeben, den so gesteiften Bezirk des Schloßwalles für wichtiger zu halten, als die übrigen, nicht so auffällig gefestigten Seitenteile des Walles (Plicae aryepiglotticae). Aber um die Vorgänge recht zu verstehen, muß man den ganzen Schloßwall samt Kehltor und Vorhof im Auge behalten. Sobald die künstlich durch Druck auf den

Schloßhügel hervorgerufene Verkürzung der Sagittalachse erfolgt, ändern Vorhof und Schloßwall die Form ihrer ruhigen Atemstellung; die Seitenwände weichen entweder median oder lateral aus, das Kehltor verengt sich; es geht aus der längsovalen Form in die Form eines transversalen Spaltes über, während der Epiglottisteil des Schloßwalles geringen Abstand von den Schloßhöckern gewinnt. Obwohl die Formänderung des Schloßhügels an allen von mir untersuchten Beispielen sich beobachten ließ, empfehle ich für die erste Orientierung den Schloßhügel des Hundes, weil hier die Faltung des Wallrandes wohl am deutlichsten zu erkennen ist.

Ich habe verschiedene Objekte in dieser Stellung mit Formalin konserviert und auf Taf. XVIII, Fig. 2—5 photographisch reproduziert. Dieselben lassen die enge Anpressung der Schloßhöcker an die Epiglottis und die Faltung des seitlichen Wallrandes sehr gut erkennen. Besser aber überzeugt man sich am frischen Kehlhügel von dem völligen Verschlusse des Kehltores. Wer die Präparate gesehen hat, wird nicht mehr geneigt sein, die Epiglottis und den Schloßwall als starre Gebilde anzusprechen. Längsschnitte (Taf. XVIII, Fig. 12, 13) durch derartig konservierte Kehlhügel zeigen die bedeutende Verengerung des Vorhofes und lassen zugleich begreifen, daß die Morgagnischen Ventrikel Gelenktaschen sind, welche die Formänderung des Ringwalles ermöglichen. Auf Fig. 13, Taf. XVIII sind die Schloßhöcker der hinteren Fläche der Epiglottis so dicht genähert, daß diese Fläche jetzt ungefähr parallel den Schloßhöckern steht, während sie sonst schräg emporsteigt. Freilich erfährt man durch die Leichenpräparate nicht, welche Teile des Schloßhügels beim lebenden Tiere bewegt werden, um die Formänderung herbeizuführen. Die Epiglottis scheint mir n i c h t der aktiv bewegte Teil zu sein, schon aus dem Grunde, weil sie zu den Nachbarteilen so gelagert ist, daß eine freie Bewegung gegen diese nicht gut gedacht werden kann; denn sie ist einer Stelle des Rachens eingefügt, welche ihr Umklappen als Deckel des Kehltores vollkommen ausschließt. Sie erhebt sich aus dem Boden des Laryngopharynx, gerade an der Pforte des Glossopharynx, also dort wo die Teilung der Rachenhöhle in zwei dorsoventrale Kanäle erfolgt, wo ferner die Arcus palatoglossi gegen sie herabziehen und seitlich die dorsalen Enden des Schildknorpels an die laterale Rachenwand herantreten. Durch diese Beziehungen scheint mir die Epiglottis ziemlich fixiert zu sein. Wenn trotzdem Verengerung des Vorhofes und endlich der Verschluß des Kehltores erfolgt, so wird das dadurch

geschehen, daß der Kehlhügel gegen die Epiglottis bewegt wird. Gerade durch eine hebende und rollende Bewegung des Kehlhügels muß der Schloßwall komprimiert und das Kehltor verschlossen werden. Vereinzelte Auslassungen der Laryngologen lassen meine Vermutung nicht so unberechtigt erscheinen. G. Passavant [22] hat vor 25 Jahren ähnliche Gedanken ausgesprochen, von welchen ich das Wesentliche kurz zitiere:

Czermak hat schon 1860 nach Beobachtungen mit dem Kehlkopfspiegel an sich selbst angegeben, daß zur Herstellung eines ganz luftdichten Verschlusses die Innenseiten der Arytaen.-Knorpel und die Processus vocales dicht aneinanderrücken und auch den Rand der wahren Stimmbänder zur gegenseitigen Berührung bringen, ferner die falschen Stimmbänder bis zum Verschwinden der Morgagnischen Tasche an die wahren sich anschmiegen, indem sie sich gegenseitig nähern und endlich der Kehldeckel mit seinem nach innen noch konkav vorspringend gemachten Wulst von vorn nach hinten fortschreitend auf die geschlossene Glottis fest aufgedrückt wird. Gegen die Annahme, daß der Kehldeckel nur einen unvollkommenen Verschluß des Kehlkopfes bilde, während der eigentliche Verschluß mittelst der Stimm- und Taschenbänder geschehe, sprachen die Versuche von Longet, besonders das folgende Experiment: Longet öffnete einem Hunde die Luftröhre und steckte durch die Öffnung die beiden Arme einer Pinzette in die Stimmritze; trotzdem die Arme auseinandergehalten wurden, wurde feste Nahrung ohne Störung geschluckt, ebenso Flüssigkeit, welche dem Tiere in den Mund gegossen wurde. Daher ist das Aneinandertreten der Stimmbänder und Taschenbänder nicht das Wesentliche des Kehlkopfverschlusses beim Schlucken. Der Verschluß der Stimmritze ist bloß als eine weitere Schutzvorrichtung anzusehen für den Fall, daß Speisen oder Getränke, welche abnormerweise unter den Kehldeckel kommen, nicht in die Luftröhre fallen, sondern durch die Empfindlichkeit des oberen Kehlkopfraumes ausgehustet werden. Dies wird durch folgendes Experiment erhärtet: Wenn ein querer Tuschestrich über den Vorsprung des Kehldeckels gemacht wurde, so findet man nach einer Schluckbewegung deutlich den Abdruck auf den Taschenbändern und zwar bis zu ihrem freien Rand. Beim Schlucken wird also der Kehldeckel bis auf den Boden des zusammengezogenen oberen Kehlkopfraumes aufgedrückt, d. i. auf die in der Mittellinie zusammengetretenen Gießkannenknorpel mit Zwischenlagerung der Pl. ary-epiglotticae.

Der Kehldeckel soll, wie vielfach angenommen wird, beim Schlucken durch die Zungenwurzel auf die zusammengezogene Kehlkopföffnung niedergedrückt werden, aber die Zunge kann nur dadurch zum Verschlusse des Kehlkopfes mitwirken, daß der Kehlkopf beim Schlucken unter die Zunge gezogen und gegen dieselbe angedrückt wird.

Das beim Durchschnitt in der Mittellinie eine dreieckige Form darbietende Fettpolster hat an dieser Durchschnittsstelle zwei lange und eine kurze Seite. Die kurze Seite ist gebildet von der Membrana hyoepiglottica, die lange hintere von dem Kehldeckel und die lange vordere von dem Ligamentum thyreohyoideum medium. Es erstreckt sich diese Fettmasse von der Membrana hyoepiglottica bis in die Gegend der vorderen Insertion der Taschenbänder, liegt hinten unmittelbar der unteren Hälfte der vorderen Seite des Kehldeckels

nahe dem Ligamentum thyreo-epiglotticum auf, nach vorn wird sie begrenzt von dem Ligamentum thyreo-hyoideum medium und dem oberen Teile der inneren Partie der Schildknorpelplatten, nach oben von der Membrana hyo-epiglottica und nach neben von der Membrana hyo-thyreoidea, den Pl. pharyngoepiglotticae und von dem obersten Teile der Innenfläche der Schildknorpelplatten. Weiter außen kommen die Mm. thyreohyoidei, welche sich beiderseits etwas über das Ligamentum hyothyreoideum medium schlagen und so auch die seitlichen Teile der Vorderwand verstärken.

Dem Kehlkopf wird große Unabhängigkeit von seiner Umgebung und Bewegungsfreiheit nach dem Zungenbein gegeben durch einen Schleimbeutel, welcher vor dem Schildknorpel und dem Lig. hyothyreoideum medium und mehr seitlich hinter Mm. hyothyreoidei liegt.

Passavant gibt vom Kehlkopfverschluß des Menschen folgendes summarische Bild: Hebung des Kehlkopfes bis zum Zungenbein, das ebenfalls etwas gehoben wird; Kompression des Fettpolsters in der Richtung von oben nach unten, so daß dieses den Kehldeckel nach dem oberen Kehlkopfraum niederdrückt; die Plicae ary-epiglotticae legen sich der Hinterseite des Kehldeckels an; gleichzeitige Verengerung des oberen Kehlkopfraumes bis zur Berührung der Stimm- und Taschenbänder, sowie Zusammentreten der Gießkannenknorpel, Vorziehen des Zungenbeines und des Kehlkopfes unter die Zunge, Umbiegen der Zungenwurzel nach unten und vorn, so daß der Kehldeckel in die nach vorn verzogenen Zungenkehldeckelgruben unter die Zunge zu liegen kommt; Andrücken des Fettpolsters gegen die Zungenwurzel, wodurch das Fettpolster mit dem Kehldeckel wie ein Scharnier-Stopfen bis auf den Boden des oberen Kehlkopfraumes angetrieben wird.

P. H. Eykman (5) studierte 1903 an einem 33 Jahre alten Menschen den Schlingakt mittels Röntgenstrahlen auf dem leuchtenden Schirm.

Beim Schlucken findet eine Hebung des Larynx statt; das Hyoid wird durch Muskelwirkung emporgezogen, der Larynx nähert sich dem Zungenbein, bis beide hart aneinanderliegen und eine feste Masse bilden. Dadurch wird das subhyoide Fettpolster stark gepreßt, die Epiglottis nach hinten gedrückt und der Verschluß des Larynx veranlaßt. Die Schnelligkeit ist so groß, daß die emporsteigende Phase kaum ein Drittel einer Sekunde dauert.

Anmerkung: Eykman versteht unter Epiglottis nicht nur den vom Knorpel gestützten Teil, sondern auch den Teil, worin sich das Ligamentum thyreoepiglotticum befindet. Er unterscheidet am Kehldeckel die untere Pars laryngea mit Tuber epiglottidis, welche die Verschließung des Larynx besorgt und eine Pars pharyngea, welche an der Schließung keinen Anteil hat und stets in den Pharynx hineinragt.

Wahrscheinlich hilft am Ende des Schließungsaktes die untere Seite der Zunge, die Epiglottis gegen den Larynx zu pressen.

Die Arytaenoide rücken aneinander; wahrscheinlich neigen sie sich etwas dem Innern des Larynx zu, indem sämtliche innere Larynxmuskeln danach streben, die Larynxapertur zu verkleinern. Die Glottis wird ganz geschlossen, indem die Stimmbänder sich gegeneinander pressen; die Taschenbänder drücken sich ebenfalls dagegen. Die zwischen diesen und den Arytaenoiden übrigbleibende Grube wird genau von dem Epiglottiswulste angefüllt. Die Pars pharyngealis epiglottidis und die Plicae aryepiglotticae bleiben außerhalb des Larynx; die Pars pharyngealis wird nicht nach unten umgeschlagen; ihr Gipfel steht gegen die hintere Pharynxwand empor, doch zieht sie sich beim Schlucken

ein wenig nach unten zurück. Hierbei wird das Zungenbein mit dem Larynx, der Epiglottis und der Trachea nach vorn gezogen. Der Gipfel des Kehldeckels gleitet an der hinteren Pharynxwand entlang. Die Speiseröhre ist geöffnet; der Bissen verläßt die Zungengegend; wahrscheinlich gibt ihm die Zunge noch einen Stoß, wodurch die Epiglottis noch fester auf den Larynxeingang gedrückt wird. Dann zieht sich die Zunge von der hinteren Pharynxwand zurück; Hyoid und Larynx machen den Weg wieder zurück und der Larynx öffnet sich nun wieder.

Eykman wandte sich ganz entschieden gegen die Ansicht, daß der Bissen seitlich vom Aditus laryngis hinuntergleite. Nach seinem Urteile bleiben die Sinus pyriformes während des Schluckaktes nicht unverändert bestehen, sondern sie verstreichen median. Käme ihnen nicht das Vermögen des Verstreichens zu, so müßte der Bissen darin stecken bleiben, was sich nie ereignet. Wenn man an Leichenteilen Zungenbein und Thyreoid möglichst nähert, bleibt von dem Sinus pyriformis nicht viel übrig.

Welche Muskeln die Veränderung des Schloßhügels besorgen, habe ich nicht untersucht. Ich habe meine Aufmerksamkeit einstweilen nur auf die Formänderung des Kehltores gerichtet und die dabei tätigen Muskeln wenig beachtet. Bei der Präparation der Muskelbäuche habe ich mir jedoch Gedanken über ihre Wirkung gemacht und will sie hier mit dem Vorbehalt aussprechen, daß gründliche, physiologische Studien Aufklärung schaffen müssen.

Zunächst kommen die Mm. hyothyreoidei, die den Schildknorpel gegen das Zungenbein ziehen, und die Mm. thyreoarytaenoidei in Betracht, welche von der inneren Fläche des Schildknorpels zu den Aryknorpeln der Schloßhöcker verlaufen und letztere durch ihre Kontraktion der Epiglottis nähern. Die sehr kräftigen M. thyreocricoidei, welche an der Innen- und Außenseite des Thyreoids ansetzen und nach ihrem Volumen bedeutende Leistungen erwarten lassen, mögen durch ihre Kontraktion den Ringknorpel an seinen Schildknorpelgelenken so drehen, daß die Aryknorpel dorsal in die Höhe steigen. Die Kontraktion des M. thyreoarytaenoideus an der Innenseite des Schildknorpels scheint antagonistisch zum M. thyreocricoideus zu wirken. Sie muß eine Drehung des Ringknorpels am Ring-Schildgelenk gerade in entgegengesetzter Richtung hervorrufen, als die Kontraktion des M. thyreocricoideus, d. h. sie senkt den freien Rand der Schloßhöcker des Kehlhügels.

C. Die Entwicklung des Schloßhügels.

Das eben entrollte Bild von der Beschaffenheit des Schloßhügels wird durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt. Klarer als am erwachsenen Tiere sieht man am Embryo die starke Abknickung im

Verlaufe des Darmes. Der Vorderdarm steht zur Mundhöhle fast rechtwinkelig und die Speiseröhre biegt sich wieder unter einem stumpfen Winkel gegen den Rachen ab. (Taf. XVIII, Fig. 14.)

Die Wichtigkeit des Schleimhautreliefs leuchtet daraus hervor, daß dasselbe in den embryonalen Stadien zuerst angelegt wird, während das Skelet sich später entwickelt.

Die früheste Spur der Atemorgane tritt als offene Grube (Atemtor) am entodermalen Rachenboden nahe dessen hinterer Grenze gegen die Speiseröhre (*Felis* 1,1 cm Schstl.) auf, wächst als Luftröhre in die Länge und gabelt sich am Vorderrande der Leibeshöhle in die beiden Bronchialbäume der Lungen. Bald bildet sich an Stelle der offenen Lichtung des Atemtores eine epitheliale Doppellamelle mit potentiellem Lumen, welche hinsichtlich ihrer topographischen und funktionellen Beziehungen als Kehlplatte der Luftröhre oder Anlage des künftigen Kehltores zu bezeichnen ist (*Felis* 1,5 cm Schstl.). Die Kehlplatte liegt im Laryngopharynx dicht hinter dem Ausgange des Propharynx. Schon in ganz jungen Stadien (1,1—1,5 cm Schstl.) sind die beiden von A. Kriegbaum zuerst unterschiedenen Rachenabschnitte an ihrem Querschnittsprofil deutlich zu erkennen; der Propharynx ist ein einfacher Querschlauch, dessen Dach und Boden parallel ziehen, während im Laryngopharynx das Dach dorsal aufgebogen ist, so daß das Querschnittsprofil dieser Gegend einem flachgedrückten Λ ähnlich sieht; nahe dem Speiseröhreneingang wird das Profil halbmondförmig.

Hinter dem Propharynx erhebt sich der Rachenboden vor der Kehlplatte als seichter Wulst oder Anlage des Epiglottisteiles des Schloßwalles und gestaltet sich höher und voluminöser, je älter das Stadium wird. (Taf. XVIII, Fig. 14*a*.)

Die Rachenhöhle ist relativ breit, soweit die Epiglottisanlage reicht. Hinter derselben wird die Rachenhöhle etwas enger und der Rachenboden zeigt die erste Ausprägung der seitlichen Teile des Schloßwalles, welche als niedrige Fortsetzung des Epiglottishöckers zu beiden Seiten der Kehlplatte hinziehen.

Die erste Skizze des Schloßwalles ist durch je eine seichte Epithelrinne des Rachenbodens von zwei niedrigen Wülsten abgesetzt, welche die Kehlplatte selbst flankieren und die Anlage der Schloßhöcker darstellen.

In der nächsten Zeit, d. h. bei Katzenembryonen nahe um 1,5 cm Schstl., erfolgt keine plastische Neuanlage. Man konstatiert nur, daß das Lumen sowohl im Propharynx als im Laryngo-

pharynx weiter wird, was sich besonders in einer größeren Entfernung der dorsalen von der ventralen Wand kund gibt. Beim Embryo von 2,2 cm Schstl. zeigt das Relief des Kehltores die Anlage des Epiglottiszipfels, des Schloßwalles und der Schloßhöcker größer entwickelt, weil der ganze Rachen an Ausdehnung zugenommen hat. Im darunterliegenden Mesoderm treten bereits die Herde der Rachen- und Kehlknorpel auf. Der caudale Abfall der Epiglottis grenzt fast direkt an das vordere Ende der Schloßhöcker, welche ein klein wenig auseinanderweichen. In späteren Stadien, schon bei Embryonen von 3,1 mm Schstl. wird der Epiglottisabschnitt des Schloßwalles aus seiner plumpen, querbügelartigen Form umgeändert, indem sein caudaler Abfall konkav gekrümmt erscheint und die beiden Schloßhöcker nicht nur stärker überragt, sondern auch mehr verdeckt. Vor den Schloßwülsten ist ein in der Tiefe liegender Epithelbezirk entstanden, welcher den Boden der konkaven Hinterfläche der Epiglottis darstellt und an der Außenfläche des Epithelmodelles besonders auffällig herausspringt.

III. Der Kehlhügel der Sauropsiden.

(Trachinx Sauropsidum.)

A. Trachinx der Vögel.

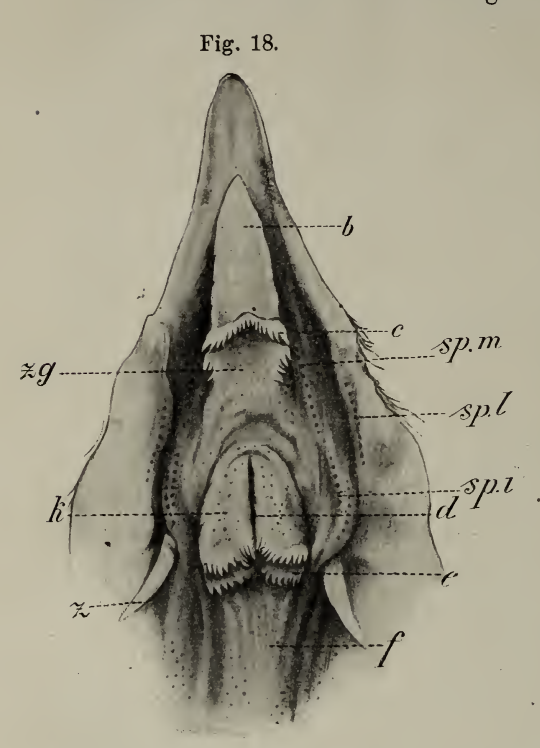
Eine sorgfältige Beschreibung des Skeletes, der Schleimhaut und Muskeln des Kehlkopfes vom Haushuhn hat vor ein paar Jahren Kurt Heidrich (15) gegeben; doch glaube ich, manche neue Gesichtspunkte hinzufügen zu können.

Der Eingang in die Luftröhre ist bei den Vögeln anders beschaffen als bei den Säugern, weil die ungeteilte Mundrachenhöhle keinen gekrümmten Rachenabschnitt kennt. Die Tatsache, daß die Speise nicht in der Mundhöhle gekaut wird, leuchtet aus dem einfachen Bau, besonders aus ihrer Kleinheit hervor; daher liegt der Kehleingang viel näher dem Mundspalt. Die Luftröhre zieht der Speiseröhre und dem Rachenboden parallel und so eng genähert, daß sie den Rachenboden aufwulstet und die Existenz eines langgestreckten Wulstes veranlaßt. Die Pforte des Luftkanals liegt an dem schrägen Abfalle des Trachealwulstes, welcher über den dreieckigen Boden des Rachens als »Kehlhügel oder Trachinx« vorspringt. Konform der geringen Höhe des Trachealwulstes ist der Kehlhügel flach, von länglich gestrecktem, etwa dreieckigen Umrisse mit abgerundeten Ecken (Fig. 18). Seine Spitze schaut gegen

den Zungenwulst, ist aber von ihm durch einen mehr oder weniger langen Zwischenstreifen getrennt, so daß der Abstand des Kehlhügels vom Zungengrunde, bzw. von den Schnabelwinkeln verschieden groß erscheint. Der hintere Teil des Kehlhügels ist durch einen queren Rand abgegrenzt.

Auf der Vorderfläche des Kehlhügels klafft der sagittal gezogene Kehlspalt, von niedrigen »Sperrlippen« umgeben, welche oft einfach und glatt, in anderen Fällen mit Papillen verziert sind. Der Kehlspalt nimmt die vordere Hälfte des ganzen Kehlhügels ein, der hintere Teil trägt hornige Papillen und sehr häufig eine mediane Furche oder einen niedrigen Kamm.

Fig. 18.



Mundrachenboden des Haushuhnes. (Nach K. Heidrich.) *b* Zunge, *c* Papillen am Hinterrand der Zunge, *d* Kehlspalt, *e* Papillen am Hinterrande des Kehlhügels, *f* Speiseröhre, *k* Sperrlippe des Kehlhügels, *sp.i*, *sp.l*, *sp.m* Submaxillardrüsen, *zg* Zone zwischen Zunge und Kehlkopf, *z* Zungenbein.

Der Kehlspalt ist schräg am Kehlhügel und schräg zur Luftröhrenachse gestellt.

Sein Umriß ist entweder längsoval oder dreieckig, je nach dem Kontraktionsgrade der Muskeln in den Sperrlippen, welche lingual mehr oder minder divergieren. In vielen Fällen besitzt er einen oralen Ausläufer, welcher entweder wie eine schmale sagittale Furche (*Astur nisus*) oder wie eine seichte Grube aussieht, die von einer V-förmigen Falte umrahmt ist (Taf. XX. Fig. 64). Ich will die dreieckige, einer Pfeilspitze vergleichbare Grube (*vg*) am vorderen Ende des Kehlspaltes »Vorgrube« nennen. Mag die Vorgrube deutlich ausgebildet sein oder nicht, das orale Ende des Kehlspaltes ist stets von dem übrigen Teile durch Verengerung oder geringfügige Verbreiterung geschieden.

Bei manchen Arten, besonders Wasservögeln (z. B. *Fulica atra*, *Gallinula chloropus*) springt von der Vorgrube oral ein kleines Höckerchen der Schleimhaut vor.

Der Beginn der Luftröhre im Kehlhügel kann in einen starren Kehlraum und in einen beweglichen Sperrgang zerlegt werden. An den Kehlraum fügt sich der kurze gegen den Kehlspalt aufsteigende Sperrgang, dessen Wände einander medial stark genähert sind (Taf. XX, Fig. 65, 66). Der Boden des Sperrganges steigt schräg gegen das vordere Ende des Kehlspaltes auf und geht dort in die ventral ausgeschnittene Vorgrube über (Taf. XIX, Fig. 37—40).

Der Kehlraum (Taf. XIX, Fig. 43—47) ist dorsoventral komprimiert und im Querschnitt betrachtet von bohnenförmiger Gestalt, weil seine dorsale Wand eingedrückt ist, so daß ein dorsaler Wulst in das Lumen des Kehlraumes vorspringt, der sich caudal verflacht und schließlich verstreicht.

Das Knorpelgerüst des Kehlhügels ist bei Vögeln, wie überhaupt in der ganzen Stilgruppe der Sauropsiden durch die schwachen Beziehungen zum Rachenskelet oder sog. Zungenbein charakterisiert. Während der Knorpelkomplex im Schloßhügel der Säuger von dem breit entfalteten Schildstücke der Pharynxreifen umfaßt und durch mehrere Muskelgruppen mit ihm beweglich verbunden ist, bestätigen die Querschnittserien durch den Rachen der Sauropsiden, daß Knorpel des Kehlhügels und Bogen des Zungenbeines fast unberührt nebeneinander liegen. Darum sind für die Vögel nur die drei Hauptknorpel: ein Ringknorpel und zwei Gießbeckenknorpel zu beschreiben (Taf. XX, Fig. 62, 63).

Die mächtigste Ausbildung erfährt der Ringknorpel und zwar sein ventraler Bezirk, also gerade umgekehrt wie bei Säugern, wo die dorsale Hälfte breiter ist als der ventrale Bügel. Die ältere Ansicht, daß der relativ große Knorpelring den beiden vermeintlichen Hauptkehlknorpeln der Säuger vergleichbar und darum ein »Schildringknorpel« sei, wird durch jede Schnittserie ein für allemal widerlegt; denn aus den Schnittbildern ist die Zugehörigkeit des Ringknorpels zum Kehlhügel klar ersichtlich und es findet sich niemals eine Andeutung, daß die Knorpelplatte in die eigentliche Rachenwand einstrahlt und sich mit Rachenmuskeln verbindet, wie z. B. den Constrictores pharyngis bei Säugern. Ich glaube auch bei den Vögeln die caudale Grenze zwischen Kehlraum und Luftröhre durch den hinteren Rand des Ringknorpels bestimmen zu dürfen. Die breite ventrale Platte liegt dem Boden des Kehlraumes sehr dicht

an und krümmt sich lateral wenig auf. Erst im hinteren Abschnitte des Kehlraumes steigt rechts und links eine kräftige Spange (*cr*) nach dem Dache und schließt sich dort zu einem dorsalen Reifen (Taf. XX, Fig. 62, 63).

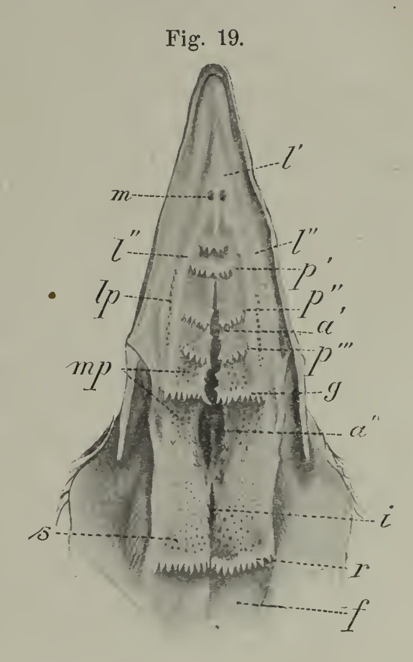
Dorsal, etwas lateral von der Medianlinie articulieren am Ringknorpel die beiden Cartilagines arytaenoideae, dünne, oralwärts verjüngte, stabförmige Stücke (*ar*). Sie flankieren die Kehlritze bis zur Vorgrube, wo sie der vorderen Spitze der ventralen Cricoidplatte meist sehr nahe liegen. Dorsal sitzt den Aryknorpeln je ein dünner, stielartiger Knorpel (*nk*) an, welcher ebenfalls die Kehlritze stützend, den Aryknorpeln parallel caudalwärts bis zum Ringknorpel zieht, ohne aber diesen zu berühren. Doch dürfte es sich hier um eine sekundäre Knorpelbildung handeln, welche zu den Gießbeckenknorpeln zu rechnen wäre. (Vgl. auch Taf. XIX, Fig. 40—45, *nk*.)

Das Zungenbein ist bei Vögeln unabhängig gegen das Skelet des Kehlhügels; seine Teile sind in einer mehr oralen Gegend entfaltet. Die Bogen des Zungenbeins stoßen oral vom Kehlhügel median zusammen und entsenden caudal einen unpaaren Fortsatz, welcher ventral unter der breiten Fußplatte des Ringknorpels läuft und jedenfalls die gemeinsamen Bewegungen von Zunge und Kehlhügel sichert.

Die Beziehungen des Kehlhügels zu der topographischen Nachbarschaft sind von denen bei Säugern wesentlich verschieden; der Rachenboden steigt nicht direkt neben dem Kehlhügel zur Wölbung des Rachendaches empor, sondern zieht eine Strecke schräg lateral und schwach dorsal, um dann erst mit einer kräftigen Knickung in das Rachendach umzubiegen. Die Gliederung des Rachens in zwei Stockwerke ist ganz unabhängig von jeglicher Beziehung zum Kehlhügel; denn der dorsale Rachenraum, das Tubodaeum, ist so eng, daß es nur durch einen schmalen Eingangsspalt überhaupt zugänglich ist, während der ventrale Teil des Rachens von der weiten Mundhöhle gar nicht abgesetzt ist und die Grenze derselben bei der Section des erwachsenen Vogels schwer aufgefunden werden kann. Wie die Embryonalstadien lehren, dehnt sich das Rachenepithel ungleich weit gegen die Schnabelwinkel aus. Am Dache bleibt es viel weiter zurück als am Boden, wo es näher an die Schnabelwinkel vordringt (Fig. 19). Deshalb liegt dem Kehlhügel nicht das Rachendach, sondern das Dach der Mundhöhle mit seinem Ectodermepithel gegenüber und der Kehlspalt schaut gerade gegen die muldenartige Differenzierung des Munddaches, welche Sippel und

Aulmann die Orbitalrinne genannt haben. Da die Choanen der beiden Nasenschläuche an dem vorderen Ende der Orbitalrinne liegen und bei der Musterung des Munddaches dem direkten Anblick durch die Orbitalkanten entzogen werden, so strömt bei den Vögeln die Atemluft aus der Nasenhöhle in die Orbitalrinne der Mundhöhle und gelangt erst mit dem Eintritt in den Kehlspalt auf entodermales Gebiet, während bei den Säugern die Atemluft durch den engen entodermalen Tubopharynx geleitet wird, ehe sie an das Kehltor gelangt. Göppert hat zuerst aufmerksam gemacht, daß das feinere Relief der einander gegenüberliegenden Bezirke der Mund- und Rachenhöhle den innigen Anschluß der Zunge und des Kehlhügels an die Fläche um den Orbitalspalt (wie Göppert sagt: das Choanenfeld) sichert und der vom Luftstrom passierte Abschnitt der Mundrachenhöhle sowohl gegen die Schnabelkammer durch die Zunge, wie gegen die Speiseröhre durch die Pharynxfalten abgegrenzt wird. Die anatomischen Verhältnisse sind also anders als bei den Säugern. Dort liegt die kräftige Abschlußvorrichtung vor dem Eingange in die Luftröhre und wird durch den Glossopharynx gebildet, dessen muskulöse Kontraktion es unmöglich macht, daß fein gekaute Speiseteile unversehens zum Schloßhügel gelangen. Hinter dem Schloßhügel dagegen ist nur ein lockerer Verschluß. Das Ringfeld des Schloßhügels liegt dem Dache des Laryngopharynx nur lose an, wahrscheinlich weil die kräftige Muskulatur der engen Speiseröhre einen dem Bedürfnis entsprechenden Abschluß gewährt. Bei den Vögeln dagegen ist gerade hinter dem Kehlhügel der Eingang in die Speiseröhre erschwert, erstens durch die Verengerung des Rachens, zweitens durch die Ausbildung der mit Papillen bewehrten

Fig. 19.



Mundrachendach des Haushuhnes. (Nach K. Heidrich.) a', a'' Orbitalspalt, f Speiseröhre, g Papillen am hinteren Rande des Choanenfeldes, i Eingang des Tubodaeum, l', l' Grenzleiste, m Mündung der Glandula maxillaris, lp, mp Drüsen des Munddaches. p', p'', p'' Papillenreihen, r gezackter Rand der Pharynxfalten (s).

Pharynxfalten, welche sich außerordentlich eng dem Kehlhügel anschmiegen. Man wird nicht fehlgehen, wenn man diese sonderbare Verschlußeinrichtung mit der Flugschnelligkeit der Vögel in Zusammenhang bringt und darin eine Sicherung erblickt, welche bei einer Geschwindigkeit von 100—200 km in der Stunde verhütet, daß Atemluft in die Speiseröhre dringt und den Kropf aufbläht.

Wie Siefert (24) angibt, werden die normalen Atembewegungen von bestimmten Bewegungen der Sperrfalten begleitet, die allerdings sehr geringfügiger Natur sind. Bei der Inspiration weichen sie etwas auseinander, bei der Exspiration nähern sie sich wieder ein wenig, doch nie in dem Grade, daß ein völliger Verschluß des Kehlspaltes eintritt. Auch bei den Tauben ist, ähnlich wie bei Reptilien und Säugern, die Cadaverstellung des Kehlkopfes eine Öffnungsstellung. Der Kehlkopf als Ganzes zeigt bei normaler Atmung eigentlich gar keine Lageveränderung. Manchmal glaubt man ein schwaches inspiratorisches Vorwärtsrücken und eine exspirative Rückwärtsbewegung wahrzunehmen.

Die Frequenz der normalen Atmung ist außerordentlich inkonstant; sie bewegt sich bei Tauben zwischen 30 und 60 in der Minute. Nach Bert atmen die Vögel, besonders die großen Vögel, mit erstaunlicher Langsamkeit. Der Pelikan und der bengal. Marabut viermal in der Minute, die Condore sechsmal, Zahlen, die nur bei den größten Säugern vorkommen.

Die Embryonalentwicklung läuft infolge der einfachen Gestalt des fertigen Organes sehr einfach ab. Bei Vogelembryonen tritt in der Kehlgegend eine senkrecht vom Epithel des Rachenbodens absteigende Doppellamelle mit potentiellem Lumen auf und setzt sich in das Epithelrohr der künftigen Trachea fort, deren Lichtung spitz an der unteren Kante der Kehlplatte beginnt. Je jünger die Anlage ist, desto deutlicher erkennt man, daß die Luftröhre in einem rechten Winkel zur Kehllamelle liegt. Die künftige Erhebung des Kehlhügels über den Rachenboden ist noch nicht ausgesprochen.

Später wird das Lumen des Kehlraumes gebildet, indem die Epithelschichten der Kehllamelle auseinanderweichen, so daß das potentielle Lumen sich in einen reellen Hohlraum umwandelt. Nahe dem Kehlspalt bleiben die beiderseitigen Epithellagen genähert und deuten die Enge des Sperrganges an. Zu beiden Seiten desselben buchtet sich die Wand des Kehlraumes aus, so daß der Querschnitt durch diese Gegend bohnenförmige Gestalt annimmt und die Dorsalwand sich konvex in das neu entstehende Lumen krümmt.

Im Mesoderm um die Epithelwand des Kehlraumes differenzieren sich knorpelige Massen. Der sich transversal erweiternde Kehlraum hat nun den Charakter der cylindrischen Luftröhre bereits angedeutet; er wird jedoch durch die in der Gegend des Kehlhügels entwickelten Skeletteile in besonderer Weise modifiziert.

B. Trachinx der Saurier.

Dem Kehlhügel der Reptilien habe ich mangels Zeit und Materials keine so eingehende Betrachtung widmen können, wie den vorher geschilderten Gruppen. Daher müssen spätere Studien ergänzend einsetzen. Ich beschränke mich hier auf die Schilderung des Kehlhügels der Saurier, obwohl ich auch andere Gruppen untersucht habe. Die stilistische Verwandtschaft der Vögel und Saurier tritt uns augenfällig entgegen, wenn wir den geschlossenen Mundspalt öffnen und in die Mundrachenhöhle blicken. Der Kehlhügel liegt ebenfalls dicht hinter der Zunge wie ein rundlicher Höcker des Rachenbodens (Taf. XX, Fig. 67). An seinem äußeren Relief lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden: eine orale, oft ziemlich steile Abdachung, das »Vorderfeld«, und eine sanft sich senkende, längere ösophageale Fläche. Der Rachenboden wird oft (bei Eidechsen) durch die Trachea vorgewulstet. Von der höchsten Höhe des Kehlhügels senkt sich das Vorderfeld oralwärts zum Zungengrunde, so daß Vorder- und Hinterfeld auf der Höhe des Kehlhügels einen stumpfen Winkel miteinander bilden. In der oralen Abdachung des Vorderfeldes liegt der längliche Kehlspalt, flankiert durch die zwei »Sperrwülste«, welche den Schloßhöckern der Säuger entsprechen. Die Beweglichkeit der Sperrwülste wird durch eine kleine unterhalb derselben lateral einschneidende Falte garantiert.

Dem Kehlhügel fehlt Vorhof und damit Schloßwall durchweg. Allerdings springt am oralen Rande des Kehlhügels eine halbmondförmige Schleimhautfalte über den Rachenboden mehr oder weniger deutlich hervor (*Stellio vulgaris*, *Lacerta viridis*) und liegt einem entsprechend gewölbten Felde der Zunge so dicht an, daß nur ein schmaler Spaltraum zwischen beiden besteht, anscheinend wegen der Beweglichkeit der Zunge und des Rachenbodens. Diese Falte ist öfters als Epiglottis angesprochen worden; doch besteht die Ähnlichkeit nur im Gebrauch desselben Wortes, nicht in den Tatsachen selbst. Mit der Säugerepiglottis darf man sie deshalb nicht identifizieren, weil letztere der vordere Teil des Schloßwalles ist, der das Vestibulum umgrenzt, und weil es bei Reptilien weder ein

Vestibulum, noch einen Schloßwall gibt. Wir wollen daher den Vorsprung am Grunde des Kehlhügels kurz »Vorlippe« nennen, um seine Verschiedenheit gegenüber der Epiglottis auch mit dem Namen zu besiegeln. (Taf. XIX, Fig. 49—53 *gl.*)

Da der Vorhof fehlt, gestaltet sich der Kehlraum sehr einfach; er stellt ein Rohr vor, welches von der Trachea an ganz sanft cranial aufwärtssteigt zu dem »Sperrgange« im Vorderfelde des Kehlhügels (Fig. 54—61). Der Kehlraum offenbart sich als vorderster Teil der Luftröhre, denn er stellt gleich ihr ein dorsoventral gedrücktes Rohr mit rundlichem Lumen dar. Der zum Kehlspalt aufsteigende, kurze Sperrgang beweist seine Fähigkeit zu rascher Verengerung durch die laterale Kompression, so daß sein Querschnitt von hinten aus gesehen ein lanzettliches Lumen repräsentiert. Der kurze Sperrgang endet an der Kehlritze. Nahe dem unteren Rande der Sperrfalten besitzt der Sperrgang zwei Ausbuchtungen, so daß er der Form eines umgekehrten **T** gleicht (Fig. 54, 55).

Der Kehlhügel wird durch ein Knorpelgerüst gestützt, welchem der plattenartig ausgebreitete und mit dem Zungenbein verbundene Schildknorpel gänzlich fehlt. Göppert führt darüber an einer Stelle [12, S. 1] aus:

»Henle hatte von dem tatsächlich nur das Cricoid darstellenden Teile sowohl das Thyreoid als das Cricoid der Säuger abgeleitet und in einem Fortsatze des Cricoids der Reptilien (sein Schildringknorpel) einen Vorläufer des Epiglottisskelets der Säuger erblickt, das damit nichts zu tun hat.«

Somit unterscheiden wir bei den Reptilien drei kardinale Kehlknorpel, nämlich ein Cricoid und zwei Arytaenoide.

Der Ringknorpel (Cricoid) ist der vorderste Trachealknorpel; in einem vollständigen Ringe geschlossen, bei den einzelnen Arten mehr oder weniger breit, bildet er die Hauptstütze des Kehlhügels und sein caudaler Rand zugleich die Grenze des Kehlraumes gegen die Trachea. Bei den Eidechsen ist sein ventrales Stück oralwärts in eine breite Platte ausgezogen. Dem Vorderrande derselben sitzt z. B. bei *Stellio vulgaris* ein langgestreckter stielartiger Knorpel an, der vorn schaufelförmig verbreitert in die Vorlippe hineinragt (Taf. XIX, Fig. 49—54). Ist jedoch die Vorlippe schwach entwickelt (z. B. bei Gecko, Schildkröte), so fehlt dieser von Henle mit dem Namen Processus epiglotticus bezeichnete Auswuchs gänzlich.

An der Dorsalseite des Ringknorpels articulieren jederseits, etwas lateral die zapfenförmigen Aryknorpel (Fig. 53—60). Sie erstrecken sich in die Sperrwülste des Kehlspaltes, um dessen Ver-

schluß wirksam herzustellen. Wie der Kehlhügel der Vögel dem Schnabelwinkel naheliegt, so ist auch der Kehlhügel der Saurier weit vorgeschoben, und wie bei den Vögeln die Pharynxfalten seinem hinteren Abfall anliegen, so springen hier Wülste der Kaumuskeln in das Lumen vor und bilden eine auffällige Grenze zu dem hinteren Tubenrachen. Dem Kehlhügel liegt das ectodermale Munddach bzw. die Orbitalmulde direkt gegenüber. Die beiden Choanenmündungen schauen offen in die Mundhöhle hinein, so daß die Luft bei der Inspiration aus den einfachen Nasenschläuchen durch die Choanen austritt und am Mundhöhlendach in die Orbitalrinne selbst und in den geöffneten Kehlspalt eintritt.

Den Atemvorgang hat in treffender Weise E. Siefert (25) geschildert:

Bei einer ruhig atmenden Eidechse bewegt sich die Muskulatur des Halses, der Mundhöhle und des Thorax in bestimmter, charakteristischer Weise. Momentan erfolgt eine Einziehung der genannten Partien, am stärksten am Brustkorb, viel schwächer am Boden der Mundhöhle, welcher ebenso plötzlich eine kräftige Hervorwölbung folgt, die ihrerseits sofort wieder einer schwächeren Einwärtsbewegung Platz macht. Dann tritt eine Pause von mehreren Sekunden — oft beträchtlich länger oder kürzer — ein, worauf dasselbe rhythmische Spiel von neuem beginnt. Exspiration und Inspiration, die bei Säugern unter normalen Verhältnissen ohne Pause aufeinanderfolgen, verteilen sich also bei den Eidechsen auf drei Phasen. Zwischen je 2 Respirationen schiebt sich eine Zeit der Ruhe, die gewöhnlich unverhältnismäßig viel länger ist, als die Zeit einer aktiven Atembewegung. Statt der außerordentlichen Regelmäßigkeit der Atmung, die bei Säugern und Vögeln herrscht, findet man bei Poikilothermen meist eine Unregelmäßigkeit, welche sämtliche Phasen betrifft.

Nach Paul Bert beträgt bei *Lacerta ocellata* die Durchschnittszahl der Respirationen einer Minute etwa zwölf. Siefert stellte im Sommer 10—20 Atmungen als Norm fest, es kamen aber genug Fälle vor, wo diese Zahl bis auf 4 pro Minute sank, ebenso andere, wo in der Minute 40, auch 60 Respirationen abliefen. Paul Bert wies auf Veränderungen des Kehlhügels bei ruhiger Atmung hin. Die Kehlspalte bleibt während der ganzen Dauer jeder Pause geschlossen; sie öffnet sich erst, sobald wieder eine aktive Exspiration als erste Phase der neu einsetzenden Atmung beginnt. Der Cadaverstellung des Kehlkopfes entspricht Öffnung der Kehlspalte, die

während der aktiven Atmung durch Kontraktion des M. dilatator laryngis wesentlich verstärkt wird.

In den Atempausen erfolgt ein völliger Glottisverschluß, wesentlich bedingt durch den M. constrictor glottidis. Bei der aktiven Exspiration wird der Larynx nach vorn verschoben, bei Nachlassen der Kontraktion gleitet er wieder in seine Ruhelage zurück, um mit dem Eintreten der aktiven Inspiration über dieselbe hinaus nach rückwärts sich zu bewegen; während dieser ganzen Bewegung ist die Glottis geöffnet; nach ihrem Ablauf schließt sie sich sofort wieder. Die Vorwärtsbewegung bedingt gleichzeitig eine Verengerung der Mundhöhle, die Rückwärtsbewegung eine nicht unerhebliche Erweiterung, und diesem Umstande ist es zu verdanken, daß man die Kehlbewegungen auch äußerlich beobachten kann.

Die Entwicklung der Kehlsperre bei Eidechsen ist ganz analog dem Vorgange bei den Vögeln.

Dicht hinter der Zunge findet man die Anlage der Sperrplatte als eine vertikale Epithellamelle mit potentiellem Lumen, die sich mit Ausweitung ihrer Wände in die hohle Trachea caudal fortsetzt. Der Rachenboden in der Umgebung der Sperrplatte erhebt sich frühzeitig in Gestalt eines rundlichen kleinen Höckers. Daher findet man hinter dem Zungenwulst sehr bald den kleinen Vorsprung des Kehlhügels. Seine Wachstumsrichtung zielt dahin, den Vorsprung größer und kräftiger zu gestalten, so daß er bei den selbständigen Individuen frei in die Rachenhöhle einragt und sich als ein rundlicher im Profil halbkugeliger Vorsprung sowohl über den Rachenboden wie über das Niveau des Zungenrückens erhebt.

Zusammenfassung.

I. Mammalia.

1. In dem gekrümmten Boden des Laryngopharynx ist der gewölbte Schloßhügel (Epiglottinx) mit dem weiten Kehltor eingefügt, welches in den Vorhof mit den Morgagnischen Taschen, den falschen und wahren Stimmbändern und den eigentlichen Kehlraum bzw. Luftröhre führt. An der Umrahmung des Kehltores, dem Schloßwall, sind der linguale Bezirk der Epiglottis, die seitlichen Teile (Plicae aryepiglotticae), die zwei Schloßhöcker und das Ringfeld vor dem Eingange in die Speiseröhre zu unterscheiden.

2. Die Form des Schloßhügels hängt innig mit der Gestalt des Laryngopharynx zusammen. Wie dieser gekrümmt ist, um zwischen

der durchaus verschieden gerichteten Kopf- und Halsbahn des Luft- und Speiseweges zu vermitteln, so wölbt sich der Schloßhügel zwischen dem Sinus glossoepiglotticus am hinteren Ausgange des Glossopharynx und dem Eingang in den Ösophagus.

3. Während der ruhigen Atmung steht das Kehltor weit offen, sein Epiglottisrand dicht am Rachensegel und der Schloßhügel verlegt den Speiseweg. Beim Schlucken aber wird der Durchgang für die Speise durch eine Formänderung des Schloßhügels frei gemacht.

4. Der Schloßhügel mit allen Besonderheiten seiner Oberfläche ist in viel höherem Grade biegsam, als man nach den Angaben der anatomischen Literatur glauben könnte. Durch schwachen Fingerdruck in sagittaler Richtung kann seine Form geändert werden, daß die längsovale Öffnung des Kehltores in einen transversalen Spalt umgewandelt und geschlossen wird. Die Epiglottis legt sich nicht wie ein Deckel über das Kehltor, sondern die Schloßhöcker werden ihr genähert und endlich fest angepreßt, während zugleich der Vorhof sich stark verengt. Die Morgagnische Tasche ist eine Gelenkvorrichtung für diese Verschiebung.

5. Daher darf man wohl annehmen, daß beim Schluckakte die Kaumassen nicht rechts und links von der Epiglottis in die Sinus pyriformes ausweichen, sondern über den gesperrten Schloßhügel hinweggleiten. Jeder Schluckbewegung geht eine Sperrung des Schloßhügels voraus.

6. Als eigentliche Skeletelemente des Schloßhügels können nur Ring- und Gießbeckenknorpel gelten. Das Rachenskelet besteht aus zwei ungleich großen Pharynxreifen, welche beide ein mittleres Stück und zwei Seitenarme besitzen. Der vordere Reifen (= Zungenbeinkörper mit vorderem und hinterem Horne) ist gegliedert und beweglich, der hintere Reifen (= Schildknorpel) ist plump und breit.

7. In der Embryonalzeit entsteht zuerst die Anlage des Vorhofes und Kehlraumes in Gestalt der Schloßplatte, einer epithelialen Doppellamelle am Boden des Laryngopharynx. Dann wird der Epiglottisteil des Schloßwalles als vorspringender Höcker, die Seitenteile des Walles als ganz niedrige Leisten angelegt.

II. Sauropsiden.

8. Da die Zerlegung des Pharynx in Tubopharynx und Glossopharynx unterbleibt, liegt der viel einfachere Kehlhügel (Trachinx) nicht in einer besonderen Pharynxkammer. Sein enger, von den

Sperrlippen umsäumter Kehlspalt (Glottis) führt in den engen Sperrgang und den Kehlraum. Bei Sauriern wird eine Vorlippe beobachtet, welche mit der Epiglottis der Säuger jedoch nicht verglichen werden darf.

9. Die Pharynxreifen sind viel unabhängiger von den eigentlichen Knorpeln des Kehlhügels als bei Säugern.

10. Bei ruhiger Atmung ist der Kehlhügel mit geöffnetem Kehlspalt dem Choanenfeld angelegt, beim Schlucken wird er vom Munddache entfernt und der Kehlspalt durch Näherung der Sperrlippen geschlossen.

11. Embryonal entsteht zuerst die Anlage des Sperrganges und Kehlraumes in Form einer epithelialen Doppellamelle und später die schwache Vorwölbung des Kehlhügels.

Literaturverzeichnis.

1. Albrecht, H. Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetierkehlkopfes. Sitz. Ber. Acad. Wien. math. nat. Kl. Bd. 105. Abt. III. 1896. S. 227—322.
2. Bowles, R. L. Observations upon the Mammalian pharynx with especial reference to the epiglottis. Journ. of. anat. a. phys. Vol. XXIII. 1889. p. 606—615.
3. Dubois, Eug. Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz. Bd. I, 1896.
4. —— Über den Larynx der Cetaceen in M. Webers Studien über Säugetiere. Jena. 1886.
5. Eykman, P. H. Der Schlingakt, dargestellt nach Bewegungsphotographien mittelst Röntgenstrahlen. Pflügers Archiv für ges. Physiologie. 1903. Bd. XCIX.
6. Frazer, E. The Development of the Larynx. Journal of Anatomy and Physiology. 44. III. S. 5. 1910. S. 156—191.
7. Fürbringer, M. Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur. Jena. 1875.
8. Gegenbaur, C. Die Epiglottis. Leipzig. 1892.
9. Göppert, E. Über die Herkunft des Wrisbergschen Knorpels. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetierkehlkopfes. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.
10. —— Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien, eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1895.
11. —— Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Denkschriften med. nat. Ges. Jena. Bd. VI. 1. T. 1897—1901.
12. —— Der Kehlkopf der Amphibien u. Reptilien. 1. Teil. Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXVI. 1898. 2. Teil. Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXVIII. 1900.

13. Göppert, E. Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus nasopharyngeus. Morph. Jahrb. Bd. XXXI. 1903.
14. —— Über die Bedeutung der Zunge für die Entstehung des sekundären Gaumens. Verh. anat. Gesellsch. 17. Vers. Heidelberg. 1903.
15. Heidrich, K. Die Mund-Schlundkopfhöhle der Vögel und ihre Drüsen. Morph. Jahrb. Bd. XXXVII. 1907.
16. Henle, J. Vergl. anat. Beschreibung des Kehlkopfes mit bes. Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien. Leipzig. 1839.
17. Jelenffy. Der Musculus cricothyreoideus. Archiv f. ges. Phys. Bd. VII. 1873. S. 77—90.
18. Kain, E. Zur Morphologie des Wrisbergschen Knorpels. Mitteil. des Vereins der Ärzte in Steiermark. 23. Vereinsjahr. Graz. 1887. S. 36—41.
19. Kallius, E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes. Anat. Hefte. Bd. IX. 1897. S. 303—363.
20. Kriegbaum, A. Studien am Pharynx. Morph. Jahrb. Bd. XLIII, S. 373.
21. Mayer, C. Über den Bau des Organes der Stimme bei dem Menschen, den Säugetieren und einigen größeren Vögeln nebst physiologischen Bemerkungen. Nov. Act. Ac. Leop. Carol. XXIII. 1852.
22. Passavant, G. Wie kommt der Verschluß des Kehlkopfes des Menschen beim Schlucken zustande? Arch. pathol. Anat. 1886. Bd. CIV. S. 444—488.
23. Rühlmann, A. Untersuchungen über das Zusammenwirken der Muskeln bei einigen häufiger vorkommenden Kehlkopfstellungen. Sitzber. Akad. Wien, math. natw. Klasse. Bd. LCIX. 1874. S. 257—305.
24. Schaffer, J. Zur Histologie, Histogenese und phylogenetischen Bedeutung der Epiglottis. Anat. Hefte. Bd. XXXIII. (Heft 101). 1907. S. 457—490.
25. Siefert. Über die Atmung der Reptilien und Vögel. Arch. f. ges. Physiol. 1896. Bd. LCIV. S. 321—566.
26. Soulié, A. Sur les premiers Stades du développement du Larynx chez le foetus humain. C. R. l'Assoc. des Anatom. VIII. Bordeaux. 1896. p. 41.
27. Stuart, T. P. On the Mechanism of the Closure of the Larynx. Proc. Roy. Soc. London. Vol. L. 1892. p. 323—339.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenerklärung.

ar. Aryknorpel.
Ccs. Canalis choanostomalis.
cr. Cricoidknorpel.
ep. Epiglottisbezirk des Schloßwalles.
ek. Epiglottisknorpel.
f. Faucalrinne.
gp. Glossopharynx.
gl. Vorlippe.
h. Hyoid.
kh. Kehlhügel.
kr. Kehlraum.
ks. Kehlspalt.
kt. Kehltor.
lp. Laryngopharynx.
m. Morgagnische Tasche.
mh. Mundhöhle.
nk. Nebenknorpel.
oe. Ösophagus.

ol. Oberlippe.
pp. Propharynx.
rb. Rachenboden.
sg. Sperrgang.
sh. Schloßhöcker.
sl. Sperrlippe.
sp. Schloßplatte.
sw. Schloßwall.
th. Thyreoidknorpel.
tp. Tubopharynx.
tr. Trachea.
ul. Unterlippe.
u. Unterkiefer.
v. Vestibulum.
vg. Vorgrube.
z. Zunge.

Tafelerklärung.

Tafel XVIII.

Fig. 1—5. Epiglottinx von *Canis familiaris.*
Fig. 1. Form der ruhigen Atmung.
Fig. 2—5. Verschiedene Phasen der Schluckstellung. 1/2.
Fig. 6. Epiglottinx von *Didelphys aurita.* Rekonstruktionsmodell eines Beuteljungen von 9,8 cm Schstl. 8/1.
Fig. 7. Epiglottinx von *Ovis aries.* 1/4.
Fig. 8. Epiglottinx von *Bos taurus.* 1/4.
Fig. 9. Epiglottinx von *Felis domestica.* Rekonstruktionsmodell eines Embryo von 4,1 cm Schstl. 21/1.
Fig. 10. Epiglottinx von *Sus domesticus.* 1/4.
Fig. 11—13. Längsschnitte durch den Epiglottinx von *Canis familiaris.*
Fig. 11. Ruhige Atemstellung.
Fig. 12 und 13. Zwei Phasen der Schluckstellung. 1/1.
Fig. 14—15. Längsschnitte durch die Mund-Rachenregion von *Felis domestica.*
Fig. 14. Embryo 1,1 cm Schstl. 15/1.
Fig. 14a. Embryo 1,25 cm Schstl. 15/1.
Fig. 15. Embryo 3,00 cm Schstl. 7,5/1.

Tafel XIX.

Fig. 16—21. Querschnitte durch den Laryngopharynx und Epiglottinx von *Didelphys aurita.* Beuteljunges 9,8 cm Schstl. 7,5/1.
Abstand der Schnitte: 16—17 = 200 μ
17—18 = 300 μ
18—19 = 300 μ
19—20 = 500 μ
20—21 = 700 μ

Fig. 22—26. Querschnitte durch den Laryngopharynx und Epiglottinx von *Mustela martes.* Embryo 6,0 cm Schstl. 7,5/1.
Abstand der Schnitte: 22—23 = 600 μ
23—24 = 700 μ
24—25 = 500 μ
25—26 = 300 μ

Fig. 27—30. Querschnitte durch den Laryngopharynx und Epiglottinx von *Ovis aries.* Embryo 4,5 cm Schstl. 3,7/1.
Abstand der Schnitte: 27—28 = 800 μ
28—29 = 300 μ
29—30 = 400 μ

Fig. 31—35. Querschnitte durch den Laryngopharynx und Epiglottinx von *Dasypus*. Embryo 5,1 cm Schstl. 7,5/1.

Abstand der Schnitte: 31—32 = 500 μ
32—33 = 400 μ
33—34 = 1300 μ
34—35 = 200 μ

Fig. 36—48. Querschnitte durch den Laryngopharynx und Trachinx von *Fringilla canaria*. (14. Bruttag) 7,5/1.

Abstand der Schnitte: 36—37 = 75 μ
37—38 = 225 μ
38—39 = 75 μ
39—40 = 100 μ
40—41 = 125 μ
41—42 = 75 μ

Abstand der Schnitte: 42—43 = 100 μ
43—44 = 100 μ
44—45 = 125 μ
45—46 = 125 μ
46—47 = 125 μ
47—48 = 175 μ

Fig. 49—61. Querschnitte durch den Laryngopharynx und Trachinx von *Stellio vulgaris* (erwachsen) 7,5/1.

Abstand der Schnitte: 49—50 = 240 μ
50—51 = 180 μ
51—52 = 90 μ
52—53 = 90 μ
53—54 = 180 μ
54—55 = 180 μ
55—56 = 150 μ
56—57 = 120 μ
57—58 = 150 μ
58—59 = 180 μ
59—60 = 240 μ
60—61 = 570 μ

Tafel XX.

Fig. 62. Rekonstruktionsmodell des Knorpelskeletes im Trachinx von *Fringilla canaria*. Dorsalansicht. 33/1.

Fig. 63. Ventrale Ansicht desselben Modelles.

Fig. 64. Schleimhautrelief des Kehlhügels von *Fringilla canaria*. 33/1. Rekonstruktionsmodell.

Fig. 65. Rekonstruktionsmodell des Sperrganges und Kehlraumes von *Alauda arvalis*. 17/1.

Fig. 66. Rekonstruktionsmodell des Sperrganges und Kehlraumes von *Corvus corone*. 8/1.

Fig. 67. Mundrachenboden mit Kehlhügel von *Tejus tejuxin*. 1/1.

Lebenslauf.

Hans Walter Schmidt, protestantischer Konfession, wurde am 26. Mai 1885 als Sohn des Kgl. Polizeirates Friedrich Wilhelm Schmidt und seiner Ehefrau Marie geb. Spieß zu Danzig in Westpreußen geboren. Nach Absolvierung des kgl. human. Gymnasiums zu Erlangen im Jahre 1905 widmete er sich dem Studium der Naturwissenschaften, besonders der Zoologie in Erlangen und Heidelberg.

